FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

59.06(H3)M.

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

SECHSUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 22 TAFELN UND 86 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1898.

'05.21188.aug18.

Inhalt des sechsundzwanzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 31. Mai 1898.

Seite

Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Von F. Maurer. (Mit Taf. I—III.) 1

Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugethierhaare. Von F. Maurer 61

Über die Mittelkralle der Vögel. Von J. E. V. Boas. (Mit Taf. IV.) . . . 74

Ergänzungen zu meiner Abhandlung »Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische«. Von O. Thilo 81

Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers. II. Von L. Bolk. (Mit 43 Fig. im Text.) 91

Zweites Heft.

Ausgegeben am 14. Oktober 1898.

Über die Arterien des Darmkanals der Saurier. Von F. Hochstetter. (Mit Taf. V—VII und 13 Fig. im Text.) 213

Über eine Variation des kurzen Kopfes des Biceps femoris beim Orang. Ein Beitrag zur Morphologie dieses Muskels. Von L. Bolk. (Mit 1 Fig. im Text.) 274

Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Von E. Göppert. (Mit Taf. VIII—XI und 5 Fig. im Text.) 282

Die Vaskularisirung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Von F. Maurer. (Mit 1 Fig. im Text.) 370

Bemerkungen zur anatomischen Nomenklatur. Von C. Gegenbaur 337

Drittes und Viertes Heft.

Ausgegeben am 2. December 1898.

Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Theil. Salmo und Scyllium. Von B. Haller. (Mit Taf. XII—XXII und 23 Fig. im Text.) 345

Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien.

Von

Professor Dr. F. Maurer,

Prosektor in Heidelberg.

Mit Tafel I—III.

Im Anschluss an die Untersuchungen, welche ich an erwachsenen Reptilien unlängst veröffentlicht habe (9), theile ich im Folgenden die Vorgänge der Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur mit, so weit es das mir zu Gebot stehende Material erlaubt. Ich lege der Darstellung eine Entwicklungsserie von Lacerta agilis zu Grunde, welche ich im vergangenen Sommer selbst konservirt habe.

Die Schilderung des Thatbestandes soll bereits den später zu behandelnden Fragen Rechnung tragen, und es sind darum verschiedene Verhältnisse gesondert zu betrachten.

Die Entwicklung der gesammten Rumpfmuskulatur bei Wirbelthieren erfolgt, so weit dies bis jetzt untersucht wurde, aus den Urwirbeln. Es bestehen bis heute Kontroversen darüber, welche Theile des Urwirbels im Speciellen die Bildung der Muskulatur leisten. Es handelt sich darum, ob nur die mediale Lamelle des Myotoms zum Aufbau der Rumpfmuskulatur verwandt wird, oder ob auch die laterale Lamelle daran Theil nimmt. Diese Frage für die Reptilien zu entscheiden, ist der erste Theil der Aufgabe, die ich mir in der vorliegenden Arbeit gestellt habe.

Die verschiedenen Ansichten, die über diese Verhältnisse bestehen, habe ich schon früher besprochen (5, 7 und 8). Ich hebe hier nur Folgendes noch hervor.

Rabl (10) sieht die mediale Myotomlamelle allein als muskelbildend an, bezeichnete sie darum auch als Muskelblatt, während

er die laterale Lamelle, welche das Bindegewebe der Lederhaut ausbildet: Cutisblatt benannte.

Nach KOLLMANN (4) bildet sich bei Menschen und Säugethieren nicht nur aus der medialen, sondern auch aus der lateralen Lamelle des Myotoms Rumpfmuskulatur, besonders die ventrale Rumpfmuskulatur soll ganz aus der lateralen Lamelle hervorgehen. Auch KÄSTNER (2) sagt dies aus (Selachier, Vögel), nimmt nur an Stelle der lateralen Lamelle die dorsale Urwirbelkante und den ventralen Myotomfortsatz dafür in Anspruch, die er als Reste der lateralen Lamelle bezeichnet, die übrig bleiben, nachdem die laterale Myotomlamelle im Übrigen sich in Bindegewebszellen aufgelöst hat.

KOLLMANN bezeichnet die Stelle, an welcher das Sklerotom vom Urwirbel ausgestoßen wird, als Intervertebralspalte. Diese bleibt lange offen und in sie hinein bildet sich der ventrale Spinalnervenast aus.

Nach KÄSTNER's Ausführungen ist die Lederhaut von zweierlei Herkunft: erstens besteht sie aus Zellen der lateralen Myotomlamelle, zweitens mischen sich mit diesen auch Zellen, welche von der ventralen Körperhälfte, also aus den Parietalplatten, heraufrückten. — KOLLMANN giebt an, dass die Lederhaut vom Urwirbel aus segmental entsteht und führt darauf Hautsegmente zurück, auch die Trichomerie der Säugethiere.

Das Verhalten der dorsalen und ventralen Urwirbelkante zur primitiven Muskulatur, wie KÄSTNER es von der Ente abbildet (Arch. für Anat. und Phys. 1890. Anat. Abth. Supplementband. Taf. I Fig. 6 und Taf. II Fig. 7), giebt nach meiner Ansicht nicht das richtige Bild von den Verhältnissen. Die dorsale und ventrale Kante sitzt nicht wie eine Kappe der Muskelfasermasse auf, sondern die Muskelfasermasse geht direkt in die dorsale und ventrale Kante über, indem die letzten Faseranlagen, allmählich in noch indifferente Zellen übergehend, lateralwärts umbiegen und dann sofort in die Bindegewebsmasse, die sich aus der Coriumlamelle gebildet hat, sich fortsetzt. Auch die Abbildung von denselben Verhältnissen eines Katzenembryo (Archiv für Anat und Phys. 1892. Anat. Abth. Taf. XI Fig. 27) giebt davon eine falsche Vorstellung. Ich habe diese Verhältnisse zwar nur beim Hühnchen und Kaninchen untersucht (8), kann aber nicht annehmen, dass so wichtige Bildungsvorgänge bei Thieren einer Wirbelthiergruppe verschieden sind.

Über Reptilien im Speciellen liegen keine diesbezüglichen genaueren Angaben vor; in einer früheren Arbeit (8) habe ich allerdings

in speciell histologischem Sinne über die bei Lacerta bestehenden Verhältnisse berichtet[1].

Der zweite Theil der Arbeit betrifft die Frage, wie die ventrale Muskulatur sich zuerst anlegt. Wächst auch hier bei den niedersten Amnioten ein ventraler Myotomfortsatz ventralwärts herab, ähnlich wie ich es bei Amphibien zuletzt beschrieben habe? Im Allgemeinen habe ich diese Frage schon in meiner letzten Publikation bejaht, hier bleibt auf die speciellen Verhältnisse einzugehen.

Im dritten Abschnitt liegt für mich der Schwerpunkt meiner Aufgabe. Es betrifft dies die Art und Weise, wie die Schichtung der ventralen Muskulatur sich ontogenetisch herausbildet und wie diese Bildungsweise mit der Phylogenese in Beziehung gebracht werden darf.

Damit wäre der Anschluss an meine letztgebrachten Ausführungen erreicht und die Zustände der ventralen Rumpfmuskulatur, wie sie die Reptilien darbieten, verständlich geworden.

Das Material zur Behandlung derselben Muskelgruppe bei Vögeln und Säugethieren ist von mir vorbereitet und gelangt demnächst zur Verarbeitung.

Material.

Objekte. Zur Beschaffung einer lückenlosen Entwicklungsserie von Lacerta agilis konservirte ich zunächst Eier, die erst vor wenigen Stunden abgelegt waren. Von da an wurden täglich mehrere Eier aufbewahrt bis zum 32. Tage nach der Ablage. Die Embryonen sind dann dicht vor dem Ausschlüpfen. Frisch abgelegte Eier enthalten Embryonen, welche bereits sehr weit ausgebildet sind. Um frühere

[1] In dem »Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms« erwähnt Rabl (11) meine Arbeiten über das Muskelsystem und führt (pag. XXV u. XXVI) speciell über meine sub 8 citirte Arbeit aus: »Später hat Maurer die weiteren Schicksale der primären Muskelzellen in der ganzen Wirbelthierreihe untersucht und ist in Beziehung auf die Histogenese der Muskelfasern zu Ansichten gekommen, die von unseren bisherigen sehr erheblich abweichen. So interessant seine Beweisführung und Schlussfolgerung ist und so gern ich die Sorgfalt seiner Untersuchungen anerkenne, so halte ich doch die Lösung der von ihm aufgeworfenen Frage für keine glückliche, indessen habe ich keine Veranlassung, hier genauer darauf einzugehen.« Zu dieser Äußerung Rabl's habe ich zu bemerken, dass ich gern bereit bin, auf durch Thatsachen gestützte Gründe, die er gegen meine Auffassung anzuführen weiß, zu erwiedern. Da er es aber nicht für nöthig hält solche anzuführen, muss ich seine Äußerung, die meine durch Thatsachen begründeten Resultate schlechtweg verurtheilt, als unbegründet zurückweisen.

Stadien zu erhalten, tödtete ich eine größere Anzahl tragender Weibchen und erhielt dadurch sechs verschiedene Stadien, die jüngere Zustände in genügender Zahl und Ausbildung darboten. Zur Konservirung bediente ich mich zum Theil der Chrom-Osmium-Essigsäure (1/4% Chromsäure, 3/4% Essigsäure mit Zusatz von fünf Tropfen 1%iger Osmiumsäure zu 50 g der Lösung), zum Theil benutzte ich koncentrirte Sublimatlösung, nach deren Einwirkung mehrere Tage mit Jod-Alkohol ausgewaschen wurde. Zur Färbung verwandte ich ausschließlich alkoholisches Boraxkarmin. Alle Embryonen wurden in Paraffin eingebettet und theils in Quer-, theils in Sagittal- oder horizontale Längsschnittserien zerlegt. Außer den Embryonen hatte ich viele Stadien junger Eidechsen von so eben ausgeschlüpften Thieren bis zu halbwüchsigen Individuen.

Befunde.

Über die Befunde, welche Embryonen darbieten, die den Eileitern der Mutterthiere entnommen sind, kann ich mich ganz kurz fassen. In die Zeit bis zur Ablage des Eies fällt die Sonderung des Mesoderms in Urwirbel, Wolff'schen Gang und Parietalplatten. An den Urwirbeln der vorderen Rumpfhälfte wird bereits das Sklerotom gegen Chorda und Medullarrohr abgelöst und es bildet sich das Myotom, bestehend aus dem medialen Muskelblatt und lateralen Coriumblatt. (Ich gebrauche anstatt der von Rabl eingeführten Bezeichnung: »Cutisblatt« die hier angegebene: »Coriumblatt«, da ich unter Cutis das ganze Integument verstehe, d. h. Lederhaut + Oberhaut, Corium und Epidermis. Die laterale Lamelle des Myotoms bildet selbstverständlich nur Theile der Lederhaut [Corium] aus). Ich muss hierbei nur auf eine Thatsache Gewicht legen, die meines Erachtens seither auch bei niederen Formen zu wenig berücksichtigt worden ist. Dies betrifft die Beziehung der Ausstoßung des Sklerotoms zum Herabwachsen des Myotoms in die ventrale Körperhälfte.

Ich beginne die Schilderung mit Embryonen, welche den Eileitern entnommen sind und eine Gesammtlänge von 4 mm zeigen. Die Embryonen liegen auf der Seite, sind stark dorso-ventral gekrümmt. Das Amnion ist geschlossen. Die Allantois ist als kleine Blase bereits gebildet. Der Schwanz des Embryo bildet erst einen kurzen Stummel. Von den Extremitätenanlagen ist noch nichts zu erkennen. An der Kopfdarmhöhle zeigen sich folgende Verhältnisse: die Rachenhaut ist rückgebildet. Die beiden ersten Kiemenspalten

sind offen, die dritte und vierte sind noch geschlossen, als Schlundfalten aber schon vorhanden. Von irgend welchen Wucherungen, die wir als Thymusanlagen deuten könnten, ist noch nichts vorhanden, nur die vordere unpaare Schilddrüsenanlage ist als eine halbkugelige Einsenkung des Bodens der Mundhöhle zwischen der vorderen Theilungsgabel des Herzschlauchs zu erkennen.

Die Linsenanlagen beider Augen sind als kugelige Bläschen noch nicht vom Ektoderm abgelöst. Das Gehörbläschen ist geschlossen und vom Ektoderm gesondert, seine Wandung ist durchaus gleichartig. Dahinter finden wir den ersten Urwirbel. Wenn man die Urwirbel übersieht und vergleicht, so zeigt sich, dass der erste am weitesten differenzirt ist. Der sechste zeigt sich noch indifferent, im Querschnitt quadratisch mit gleichartiger Wandung aus einschichtigem Cylinderepithel und 4—6 Zellen im Lumen, welche den Urwirbelkern darstellen. In der Gegend dieses sechsten Urwirbels ist das Darmrohr noch nicht geschlossen, sondern besteht als Darmrinne, welche sich in das Dotter-Entoderm öffnet. Der Embryo ist hier demnach noch nicht völlig vom Dotter abgehoben und so erklärt sich auch der quadratische Querschnitt des Urwirbels. Schon am davor gelegenen, also fünften Urwirbel, bestehen Zustände, welche die weitere Differenzirung des Urwirbels einleiten. Die gegen Medullarrohr und Chorda dorsalis gerichtete mediale Wand des Urwirbels und eben so die ventrale dem Entoderm zugekehrte Wand zeigen ihre Zellen vermehrt und in lockerem Gefüge verbunden. Mit ihnen stehen die Zellen des Urwirbelkerns in Zusammenhang und diese ganze Zellenmasse ragt leicht medial und ventralwärts gegen Medullarrohr und Chorda dorsalis vor. Die dorsale, gegen das Ektoderm und die laterale, gegen Wolff'schen Gang und Parietalplatten gerichtete Wand des Urwirbels sind noch unverändert, aus einschichtigem, gleichartigem Cylinderepithel gebildet. Es beginnt an diesem Urwirbel die Bildung des axialen (dorso-medialen) Bindegewebes. Die Ausstoßung des Sklerotoms bereitet sich vor.

An dem davor gelegenen Urwirbel, dem vierten, zeigen sich diese Verhältnisse weiter gebildet. Zunächst erkennt man auf dem Totalquerschnitt, dass das Darmrohr hier schon abgeschlossen ist, der Schnitt liegt demnach vor der vorderen Darmpforte. Hier ist der Embryo schon viel freier vom Dotter abgehoben und das äußert sich auch am Verhalten des Urwirbels. Derselbe ist nicht mehr quadratisch im Querschnitt, sondern hat sich etwas aufgerichtet, lässt nun eine laterale und mediale Lamelle unterscheiden. Die laterale

Lamelle, das Coriumblatt, der dorsalen und lateralen Wand des vorher geschilderten Urwirbels entsprechend, besteht aus gleichartigem Cylinderepithel. Die mediale Lamelle hat sich in eine reichliche Zellenmasse aufgelöst, rundliche Zellen, die mit kurzen Fortsätzen unter einander in Zusammenhang stehen. Diese Zellenmasse dringt gegen Chorda und Medullarrohr vor, sie ist besonders ventralwärts von der Chorda spitz ausgezogen. Betrachtet man die dorsale und ventrale Kante dieses Urwirbels genauer, so sieht man, dass an beiden die Zellen des Coriumblattes umbiegen und es bestehen an der dorsalen Kante noch zwei Cylinderzellen, welche eine beginnende neue mediale Urwirbelwand andeuten, ventral schließen sich an das ventrale Ende des Coriumblattes sofort medialwärts die Sklerotomzellen an. Es ist natürlich an diesem Urwirbel noch keine Spur eines ventralen Muskelfortsatzes vorhanden. Es besteht ja noch kein geschlossenes Myotom.

Der davor gelegene dritte Urwirbel zeigt das Coriumblatt unverändert als cylindrische Zellenlage, von seiner dorsalen Kante aus ist längs seiner medialen Fläche das Muskelblatt bis etwa in die Mitte der dorsoventralen Ausdehnung des Coriumblattes heruntergewachsen und hier geht es in die Zellenmasse des Sklerotoms über. Auch hier besteht noch kein ventraler Fortsatz des Myotoms.

Die Anlage eines solchen tritt erst auf, nachdem das mediale Muskelblatt das ventrale Ende des Coriumblattes erreicht hat und sich in dessen größter Ausdehnung mit ihm zum geschlossenen Myotom verbunden hat. Ich sage in seiner größten Ausdehnung, denn am vorderen, dem Kopf zugewandten Ende des Urwirbels bleibt dieser an seiner ventralen Kante noch offen, es rücken hier noch längere Zeit Zellen aus, welche den Sklerotomelementen sich zugesellen. An dieser Stelle tritt auch der Spinalnervenstamm zum Myotom. In der hinteren (dem Schwanz zugekehrten) Hälfte des Urwirbels, es ist dies der zweite hinter dem Gehörbläschen, besteht schon ein kurzer ventraler Fortsatz des Myotoms und ein eben solcher besteht in kaum größerer Ausbildung am ersten Myotom hinter dem Gehörbläschen. Von einer Extremitätenanlage ist noch nichts nachweisbar, weder von dem vorderen noch von dem hinteren Paare.

Nur die beiden ersten Urwirbel sind hier so weit differenzirt, dass das Sklerotom sich im Wesentlichen vom übrigen Theile abgelöst hat und dieser übrige Theil ein Myotom darstellt, welches aus einer lateralen und medialen Lamelle besteht. Die laterale, das Coriumblatt, ist ein regelmäßiges geschlossenes Cylinderepithel, die

mediale Lamelle, das Muskelblatt, bildet ebenfalls noch eine einfache Schicht, aus niedrigen Zellen zusammengesetzt, deren Zellplasma sehr blass und feinkörnig ist. Die Kerne sind oval, im Schnitt blass gefärbt und jeder zeigt ein deutliches Kernkörperchen. Die Zellen sind bereits zu länglichen Fasern ausgebildet, deren jede sich durch die ganze Länge des Myotoms erstreckt. Sie schließen sich sowohl an der dorsalen Kante, als am vorderen und hinteren Ende des Myotoms an die Zellen des Coriumblattes an, so dass hier das Myotom allseitig abgeschlossen ist. Nur im vorderen Theil an der ventralen Kante besteht noch eine kleine Unterbrechung der geschlossenen Myotomwandung, indem hier, wie oben gesagt, noch Zellen zu den Sklerotomelementen austreten. Die Zellenmasse des letzteren ist zwar nur locker gefügt und bis auf den letztgenannten Punkt ganz vom Myotom gesondert, aber sie hängt noch nicht mit dem anderseitigen Sklerotom zusammen: Centralnervensystem, Chorda und die sehr weite unpaare Aorta trennen diese beiderseitigen dorsomedialen Bindegewebsanlagen von einander.

Wenn man dieses Stadium übersieht und beurtheilt, so ergiebt sich erstens: dass die Differenzirung der Urwirbel am ersten hinter dem Gehörbläschen gelegenen Segment beginnt und nach hinten gleichmäßig fortschreitet, wie dies durch Rabl u. A. mehrfach bekannt geworden ist und wie ich es selbst auch bei urodelen und anuren Amphibien schilderte und eben so bei Petromyzon, Acipenser und Teleostiern beschrieben habe. Ferner ergiebt sich daraus, dass die Ausbildung eines ventralen Myotomfortsatzes erst beginnt, nachdem die mediale Muskellamelle des Urwirbels, welche von der dorsalen Kante her längs der medialen Fläche des Coriumblattes ventralwärts herabwächst, das ventrale Ende des letztgenannten Blattes erreicht hat.

Das folgende Stadium schildere ich von etwas größeren, 7 mm langen Embryonen, die ebenfalls aus den Eileitern entnommenen Eiern entstammen (vgl. Taf. I, Fig. 1 und 2). Bei diesen hat sich der Embryo weiter dorso-ventral gekrümmt, der Kopf ist durch die mächtige Ausbildung der Gehirnanlage so voluminös geworden, dass der Rumpftheil und der Schwanz des Embryo dagegen sehr zurücktritt. Die Extremitäten sind, das vordere stärker als das hintere Paar, als kleine rundliche Höcker angelegt. Die Augenlinse ist nicht nur ganz vom Ektoderm abgelöst, sondern die Zellen ihrer hinteren Wandung sind zu langen Fasern ausgewachsen. Ein Lumen besitzt die Linse nicht mehr, vielmehr liegt den vorderen Enden der Linsenfasern das vordere Linsenepithel, aus kubischen Zellen bestehend,

unmittelbar auf. Das Gehörbläschen zeigt bereits den Beginn der Ausbildung der Schnecke und Bogengänge. An seiner Basis lagert ihm das Ganglion acusticum an. Vier Kiemenspalten sind offen. Von Thymusanlagen konnte ich in diesem Stadium noch nichts erkennen.

Im ganzen Rumpfbezirk, der nach hinten durch die Anlage der hinteren Extremitäten abgegrenzt ist, findet sich kein indifferenter Urwirbel mehr. Die letzten Rumpfsegmente zeigen Urwirbel, welche die Sklerotomzellenmasse ganz abgestoßen haben, bei welchen das Muskelblatt an der medialen Fläche des Coriumblattes bis zu dessen ventralem Ende herabgewachsen ist und deren ventrale Kante schon ventral sich etwas ausgedehnt hat, im Begriff, den ventralen Myotomfortsatz zu bilden. Der Zustand der letzten Rumpfsegmente stimmt demnach mit dem Befund der ersten Rumpfsegmente des vorigen Stadiums überein. Im Schwanz geht dieser Zustand allmählich nach hinten fortschreitend in noch indifferente Urwirbel über. Wir sehen also auch hier, dass ein fortschreitender Differenzirungsvorgang von vorn nach hinten stattfindet und der Schwanztheil sich in dieser Beziehung eben so verhält, wie der Rumpfbezirk des Embryo.

Die vorderen Rumpfmyotome haben sich schon weiter differenzirt und wir haben deren Heranbildung zunächst zu besprechen und im Anschluss daran ihre Beziehung zu den Extremitätenanlagen zu betrachten. Ich bin auf diese erste Ausbildung des Urwirbels bei der Eidechse schon früher eingegangen, habe dort auch von drei Stadien Abbildungen gegeben. Ich möchte hier nur die Gesammtausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur schildern, das histologische Verhalten wurde schon genügend dargelegt (l. c.).

Von Thatsächlichem hebe ich hervor, dass in diesem Stadium an allen Urwirbeln des Rumpfes das Muskelblatt bis zur ventralen Kante herabgewachsen ist. Diese Kante ist abgeschlossen mit Ausnahme ihres vorderen, dem Kopf zugekehrten Endes, wo der Urwirbel noch offen bleibt. Beide Lamellen des Myotoms sind an den hinteren Segmenten noch einschichtige Zellenlagen. Die Zellen des medialen Muskelblattes sind blass, ihre Kerne, oval, zeigen ein einziges großes Kernkörperchen. In ihrem blassen Plasmakörper finde ich noch keine kontraktilen Fibrillen. Die Myotome der vorderen Rumpfsegmente sind weiter gebildet. Die Zellen des lateralen Coriumblattes treten zum Theil aus dem epithelialen Verbande aus und liegen zwischen Coriumblatt und Ektoderm. Es beginnt dieser Process in der Mitte zwischen dorsaler und ventraler Myotomkante. Dabei ist aber in diesem Stadium auch an dem ersten Myotom hinter

der Labyrinthanlage das Coriumblatt eine geschlossene Epithellamelle unter den aus ihm ausgetretenen Zellen.

An den acht vorderen Myotomen ist auch das Muskelblatt weiter differenzirt. Seine Zellen sind nicht mehr in einer Lage angeordnet, sondern bilden mehrere Lagen. An den vier vorderen Segmenten sind schon einzelne Bindegewebszellen zwischen die Muskelfaseranlagen eingedrungen und bereiten die Abgrenzung von bandartigen Faserkomplexen vor, wie ich das schon früher beschrieben und abgebildet habe (8). Diese Bindegewebszellen dringen von der medialen Fläche des Muskelblattes in bestimmten Abständen ein, sie stammen vom dorso-medialen Bindegewebe, dem Sklerotom. Ich hebe hervor, dass hier ein Eindringen von Bindegewebszellen von der medialen Seite her stattfindet, zu einer Zeit, wo von der lateralen Seite das Eindringen noch nicht möglich ist, da ja hier noch das Coriumblatt als geschlossene Epithellamelle besteht. Am fünften bis achten Segment sah ich noch keine Bindegewebszellen von der medialen Seite her zwischen die Elemente des Muskelblattes eingedrungen, hier besteht nur eine mehrschichtige Lage von Muskelfaseranlagen. In jeder Faseranlage liegen zwei bis drei Kerne hinter einander und darum ist ein peripherer Mantel einer einfachen Lage von kontraktilen Fibrillen ausgebildet.

So finden wir also in diesem Stadium, das schon wenige Tage, bevor die Eier abgelegt werden, besteht, dass ein ventraler Myotomfortsatz in den vorderen Rumpfsegmenten vorbereitet ist, aber wir können noch nicht von einer Anlage der ventralen Muskulatur sprechen, denn in die ventrale Körperhälfte dringt die ventrale Kante des Myotoms noch nicht herunter (Taf. I Fig. 1 und 2).

Was die Beziehung der Myotome zu der Anlage der Extremitäten betrifft, so kann ich die hierüber vorliegenden Beobachtungen von VAN BEMMELEN (1) und CORNING bestätigen: die fünf ersten Myotome treten zum Kiemenbogen-Zungenapparat in Beziehung, das 6.—13. Myotom sendet Fortsätze in die Anlage der vorderen Extremität und vom 27.—32. Myotom werden Muskelknospen zur hinteren Extremität abgegeben. Bei den folgenden Schilderungen kommt es mir nicht auf die Ausbildung der Extremitäten an, ich habe mir nur die Aufgabe gestellt, die Bildung der Schichten der ventralen Rumpfmuskeln zu verfolgen. Es werden demnach in der Folge stets die zwischen dem 14. und 26. Myotom gelegenen Rumpfsegmente in die Betrachtung gezogen werden.

Embryonen aus abgelegten Eiern. Betrachten wir nun

Embryonen, welche aus abgelegten Eiern genommen sind, so finden wir Folgendes: In den vier ersten Tagen findet die Auflösung des Coriumblattes der Urwirbel zu embryonalem Bindegewebe im ganzen Rumpfbezirk statt, und zwar beginnt das ebenfalls an den vordersten Segmenten und schreitet gleichmäßig nach hinten fort. Bei Embryonen, welche am fünften Tage nach der Ablage den Eiern entnommen wurden, findet sich an keinem Myotom des Rumpfes mehr ein geschlossen epitheliales Coriumblatt. Zugleich damit vermehren sich die Muskelfaseranlagen des Muskelblattes eines jeden Myotoms und zwischen dieselben dringen Bindegewebszellen ein. Zuerst geht dies von der medialen Fläche aus und es werden durch die hier eindringenden bindegewebigen Elemente die Muskelfasermassen in Bandbezirke gesondert, die aber hier nur von sehr kurzem Bestand sind.

Die genaueren Verhältnisse hierfür stelle ich in Figg. 1—12 dar. Diese Stadien sind auch für die erste Herkunft der die Lederhaut bildenden Elemente von Bedeutung.

Embryo, 24 Stunden nach der Eiablage. Die Querschnittserie durch einen Embryo, welcher 24 Stunden nach der Ablage aus dem Ei genommen war, zeigte, dass die fünf ersten Myotome hinter dem Gehörbläschen in ihrer lateralen Lamelle schon ganz zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst waren. Das Muskelblatt bestand aus Muskelfaseranlagen etwa in doppelter Lage, war also schwach entwickelt. Das ventrale Ende der Myotome war zu schmächtigen Fortsätzen ventralwärts ausgezogen, welche in die Schlundbogen eine Strecke weit hineinreichten und dann mit leicht verdicktem Ende aufhörten. Die acht folgenden Myotome besaßen ein kräftig ausgebildetes Muskelblatt, dessen Muskelfasern in fünf bis sechs Lagen bestanden; die von der medialen Fläche aus eindringenden Bindegewebszellen beginnen schon Bandbezirke abzugrenzen. Die laterale Coriumlamelle ist schon ganz zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst, nur an der dorsalen Kante biegt das Muskelblatt lateralwärts um und es bestehen hier noch etwa vier geschlossene Epithelzellen des Coriumblattes, die ventralwärts in die embryonalen Bindegewebszellen, in welche sich das übrige Coriumblatt aufgelöst hat, übergehen. Ventralwärts sind diese Myotome zu langen Fortsätzen ausgewachsen, welche sich in die Anlage der vorderen Extremität hinein erstrecken. Sie reichen aber nicht sehr weit in die Masse kleiner Rundzellen hinein, welche den Hauptbestandtheil der Extremitätenanlage in diesem Stadium darstellen. Die Muskelknospen endigen

in leicht verdickten Enden. Vom 14. Myotom, hinter dem Gehörbläschen an, werden zur Vorderextremität keine Muskelknospen mehr abgegeben. Hier besitzen die Myotome dorsale und ventrale scharf begrenzte Kanten. Das Muskelblatt besteht aus drei bis vier Lagen von Muskelfaseranlagen, zwischen deren Elemente noch keine Zellen des dorso-medialen (axialen) Bindegewebes eingedrungen sind. Das Coriumblatt ist in seinen mittleren zwei Dritteln zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst und hängt dorsal über der dorsalen Kante mit dem bis dahin vorgedrungenen axialen Bindegewebe zusammen, ventral steht es mit dem aus dem Hautfaserblatt abgelösten ventralen Bindegewebe der Parietalplatten in direkter Verbindung. Von der dorsalen wie von der ventralen Kante aus erstreckt sich eine noch aus drei bis vier geschlossenen Epithelzellen bestehende Coriumlamelle, lateralwärts aus dem Muskelblatt umbiegend, ventral- resp. dorsalwärts fort, geht dann erst in die embryonalen Bindegewebszellen der mittleren Theile der Coriumlamelle über. Es ist dies von einem älteren Stadium auf Fig. 8 dargestellt. Gehen wir an dem vorliegenden Embryo um einige Myotome nach hinten weiter, so finden wir am 16. Myotom die Verhältnisse, wie sie Fig. 3 zeigt. Hier ist das Myotom allseitig noch abgeschlossen. Das mediale Muskelblatt zeigt nur in seinem mittleren Drittel zwei Schichten von Muskelfaseranlagen, welche an ihrer medialen Fläche auf dem Schnitt deutliche Einkerbungen zeigen. Dorsal setzen sich diese Muskelfaseranlagen in Cylinderepithel fort, welches an einer dorsalen und ventralen Kante in die laterale Coriumlamelle umbiegt. Letztere stellt eine zum Theil ein-, zum Theil zweischichtige Cylinderzellenlage dar, welche unmittelbar dem Ektoderm anlagert. Nur in ihrer Mitte sind drei Zellen aus ihrem Verband ausgetreten und stellen den ersten Beginn der Bildung des dorso-lateralen Bindegewebes dar. Hier besteht bereits ferner die Anlage einer Seitenvene, die auch in späteren Stadien von Wichtigkeit ist. Während dorsalwärts bis zur oberen Kante des Myotoms zwischen dem geschlossenen epithelialen Coriumblatt und dem Ektoderm keine embryonalen Bindegewebszellen nachweisbar sind, erkennt man, dass das ventrale Ende des Myotoms mit der ventralen Kante sich so dicht am Hautfaserblatt der Parietalplatten herabschiebt, dass die von diesem bereits abgelösten ventral-lateralen Bindegewebszellen von diesem gegen das Ektoderm zu abgedrängt werden. In Folge dessen liegen zwischen dem Coriumblatt und dem Ektoderm hier an der ventralen Kante des Myotoms einige embryonale Bindegewebs-

zellen, die kontinuirlich mit den ventral von der unteren Urwirbelkante gelegenen Bindegewebszellen gleicher Herkunft zusammenhängen. Dieser frühe Befund ist für die Herkunft der Elemente der Lederhaut im Bereich der ventralen Körperhälfte des Embryo, wie wir später sehen werden, von Bedeutung.

Von einer Vorknorpelanlage der Wirbelkörper oder der Rippen ist in diesem Stadium nichts zu erkennen. Die hinter dem auf Fig. 3 abgebildeten Segment folgenden Myotome stehen nur in so fern auf einer früheren Stufe der Ausbildung, als das Coriumblatt eine vollkommen geschlossene Epithellage darstellt, aus welcher nirgends, auch in der Mitte nicht, der Beginn eines Austretens von Zellen nachweisbar ist. Dagegen findet man das Verhalten des ventralen Endes des Myotoms eben so wie am zuletzt geschilderten Segment, d. h. auch hier liegen lateral von ihm zwischen demselben und dem Ektoderm einige verästelte Zellen, welche aus dem Hautfaserblatt der Parietalplatten abzuleiten sind und durch das herabwachsende Myotom von ihrem Mutterboden abgedrängt werden. Diese Bindegewebszellen hängen aber mit solchen, die ventral von der unteren Myotomkante aus dem Hautfaserblatt reichlich gebildet werden, kontinuirlich zusammen. Im gleichen Zustande bestehen die Myotome des Rumpfes schwanzwärts bis zur Anlage der hinteren Extremitäten, in welche wieder eine Reihe von Segmenten ventrale Fortsätze (Muskelfortsätze) sendet.

Embryonen, zwei Tage nach der Eiablage. Embryonen, welche am zweiten Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurden, zeigten sich in Betreff der hier zu behandelnden Verhältnisse in zwei Richtungen weiter entwickelt. Erstens in Betreff des Myotoms und zweitens hinsichtlich des Verhaltens des dorso-medialen (axialen) Bindegewebes. Die Myotome des Rumpfes, von diesen rede ich in der Folge allein, haben in dorso-ventraler Richtung um ein Weniges zugenommen, doch erreicht ihre dorsale Kante noch nicht die dorsale Cirkumferenz des Medullarrohres. Eben so wenig erstrecken sich ihre ventralen Kanten in die ventrale Rumpfwand weiter hinein, sie sind vielmehr nur um ein Geringes lateralwärts über die Umschlagfalte des Hautfaserblattes in das Darmfaserblatt der Parietalplatten (Taf. I Figg. 4 und 5) herabgeschoben. Die mediale Fläche des Muskelblattes zeigt sich reichlich eingekerbt als Andeutung der hier sich bildenden Bandbezirke. Das Coriumblatt hat sich in den vorderen Rumpfmyotomen schon weiter aufgelöst als im vorigen Stadium. Fig. 5 zeigt den Befund des 14. Segmentes

hinter dem Gehörorgan. Im mittleren Drittel sind die Zellen des Coriumblattes nicht mehr zu einer geschlossenen Epithellage verbunden, sondern sie sind gegen das Ektoderm zu aus einander gerückt. Sie stellen auch keine cylindrischen Zellen mehr dar, sondern sie sind sternförmig, besitzen kurze verästelte Fortsätze, durch welche sie unter einander verbunden sind, und zwischen ihnen besteht eine glashelle homogene Intercellularsubstanz. Dorsal- wie ventralwärts geht diese im Beginn der Vertheilung stehende Zellenmasse kontinuirlich in geschlossenes Cylinderepithel über, das sich als Coriumblatt gleichartig zur dorsalen und ventralen Myotomkante fortsetzt, wo es in das Muskelblatt medialwärts umbiegt. Das dorsale Drittel des Coriumblattes liegt dem Ektoderm unmittelbar an, erst über der dorsalen Kante findet man Zellen des dorso-medialen (Sklerotom-) Bindegewebes. Das ventrale Drittel des Coriumblattes grenzt nur eine kleine Strecke weit ans Ektoderm, weiter ventral ist es durch Bindegewebszellen, die dem Hautfaserblatt der Parietalplatten entstammen, bis zur ventralen Myotomkante vom Ektoderm abgedrängt. Oberhalb von *y* (Fig. 5) ist eine Stelle, in welcher die vom Coriumblatt gebildete Bindegewebsmasse und die von dem Hautfaserblatt der Parietalplatten gelieferten Bindegewebszellen sich noch nicht vereinigt haben.

Die in dem Sklerotom des Urwirbels früher ausgestoßene Zellenmasse, das dorso-mediale (axiale) Bindegewebe, besteht nicht mehr aus gleichartigen Zellen, vielmehr findet man sternförmige Zellen mit verästelten Fortsätzen in schleimiger homogener Grundsubstanz nur dorsal vom Spinalganglion und weiter ventral gegen die Urnierenanlage. Die dazwischen gelegenen Elemente sind theils zur Chorda dorsalis in Beziehung getreten, indem sie diese als abgeplattete Zellen in koncentrischen Lagen umscheiden, lateral davon aber, gegen das Muskelblatt des Myotoms, besteht eine geschlossene Masse rundlicher Zellen, in welcher bereits die Anlage des Vorknorpelgewebes enthalten ist, das die Wirbelkörper, -Bogen und Rippen in späteren Stadien bildet. Diese Zellen bilden hier noch keinen Vorknorpel, denn sie gehen noch zu allmählich in die verästelten Bindegewebszellen der Umgebung über, auch ist ihr Komplex noch nicht genügend scharf abgegrenzt, aber durch die Form der Zellen und ihr dichtes Zusammenlagern bereiten sie, wenn man spätere Stadien zur Vergleichung heranzieht, das Vorknorpelgewebe vor.

An weiter hinten gelegenen Segmenten ist das Coriumblatt der Myotome noch eine geschlossene Epithellamelle, nur gerade in ihrer

Mitte sind eine oder zwei Zellen im Begriffe aus dem Verband auszutreten. Fig. 4 zeigt das 19. Rumpfsegment im Querschnitt. Die linke Seite der Figur geht durch die vordere Hälfte des Myotoms, die rechte Seite durch seine Mitte. Beiderseits erkennt man, dass das ventro-laterale (von der Somatopleura abstammende) Bindegewebe sich zwischen Ektoderm und Coriumblatt mit einigen Zellen emporschiebt, um dann zu endigen. Auf der linken Hälfte der Fig. 4 sieht man gerade über der ventralen Kante des Myotoms noch die Stelle offen, an welcher das dorso-mediale (Sklerotom-) Bindegewebe ausgestoßen wurde. Hier ist das Muskelblatt an seinem ventralen Ende noch nicht bis zur ventralen Myotomkante herabgerückt, während es das in den hinteren Theilen des Myotoms schon ausgeführt hat (siehe rechte Hälfte der Fig. 4). Links sieht man, dass an der offenen Stelle des Myotoms noch rundliche Zellen abgegeben werden, welche einen kleinen Komplex dicht zusammengeschlossener Elemente bilden. Vielleicht ist in diesen zum Theil oder ausschließlich das Material zur Bildung der Vorknorpelanlagen der Wirbel und Rippen gegeben. Jedenfalls ist hier diese Vorbereitung der Vorknorpelanlagen der genannten Skelettheile noch nicht so weit gediehen, wie an dem zuvor geschilderten vorderen Segment. Die rechte Hälfte der Fig. 4 zeigt die bindegewebige Chordascheide noch nicht so deutlich wie sie in Fig. 5 zu sehen ist, und der lateral davon liegende Zellenkomplex, welchen ich auf Fig. 5 als Vorknorpel geschildert habe, ist aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammengesetzt.

Embryonen, drei Tage nach der Eiablage. Von einem Embryo von Lacerta, der drei Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde, bilde ich den Befund des 16. Myotoms hinter dem Gehörbläschen auf Taf. I Fig. 6 ab. Hier erkennt man, dass der Schnitt durch die hintere Hälfte des Myotoms gelegt ist. Das Muskelblatt des Myotoms ist ventralwärts bis zur ventralen Kante herabgewachsen und hat sich mit dem lateralen Coriumblatt verbunden. An davor gelegenen Schnitten sieht man noch nahe der ventralen Kante die offene Myotomspalte. Das Muskelblatt besteht aus vielen Lagen von Muskelfaseranlagen, zwischen welche von der medialen Fläche her Bindegewebszellen eindringen. Die laterale Coriumlamelle ist in Auflösung begriffen. Die Zellen ihrer mittleren Hälfte sind aus einander gerückt und stellen verästelte embryonale Bindegewebszellen dar, welche auch medialwärts bis unmittelbar an die Elemente des Muskelblattes reichen. Lateralwärts erstrecken sie sich gegen das Ektoderm. Ein dorsales und ventrales Viertel des Coriumblattes

zeigt geschlossenes Cylinderepithel, das bis zur dorsalen resp. ventralen Myotomkante gleichmäßig besteht und hier in das mediale Muskelblatt direkt umbiegt. Die embryonalen Bindegewebszellen der mittleren Hälfte des Coriumblattes sind auch dorsal- und ventralwärts zwischen dem geschlossen epithelialen Theil des Coriumblattes und dem Ektoderm dorsal- resp. ventralwärts vorgerückt, doch erreichen sie noch nicht den Anschluss an die angrenzenden Bindegewebsgebiete. Die dorsale Urwirbelkante ist so weit emporgewachsen, dass sie zwischen die Elemente des dorso-medialen (axialen) Bindegewebes hineinragt. Es finden sich also hier schon zwischen dieser Kante und dem Ektoderm einige embryonale Bindegewebszellen. Zwischen diesen und den vom Coriumblatt heraufrückenden Zellen besteht aber noch eine deutliche Lücke. Die ventrale Myotomkante zeigt das gleiche Verhalten, wie ich es im vorigen Stadium schilderte, nur sind die Bindegewebszellen zwischen ihr und dem Ektoderm weiter aus einander gerückt. Auch zwischen diesen und den Bindegewebszellen, welche vom Coriumblatt des Myotoms herabrücken, besteht noch eine deutliche Lücke.

Embryonen, vier Tage nach der Eiablage. Betrachten wir nun eine Querschnittserie durch einen Embryo, der am vierten Tage nach der Ablage dem Ei entnommen, so finden wir am 16. Segment Verhältnisse, wie sie auf Taf. I Fig. 8 dargestellt sind. Das Myotom ist dorsal fast bis zur Höhe der oberen Cirkumferenz des Medullarrohres emporgewachsen. Auch der ventrale Myotomfortsatz ist um weniges weiter herabgewachsen (vgl. Taf. I Fig. 6, das gleiche Myotom vom vorhergehenden Tage). Das Muskelblatt ist stärker geworden an Muskelfaserlagen. Durch Eindringen von Bindegewebszellen von der medialen Fläche aus werden die Bandbezirke aufs deutlichste abgegrenzt. Das Muskelblatt zeigt nun ventral, gerade ehe es in den verjüngten ventralen Myotomfortsatz übergeht, eine deutliche medialwärts gerichtete Vorbuchtung, die ich als medialen Fortsatz des Muskelblattes bezeichnen will (auf Fig. 7 deutlicher zu sehen). Diese Vorbuchtung ist von großer Bedeutung, sie ist die erste Anlage einer bestimmten Muskelgruppe. Ich habe bei urodelen Amphibien schon einen homologen Fortsatz beschrieben, aus welchem dort später der Musc. subvertebralis hervorgeht.

Das Coriumblatt hat sich in seiner größten Ausdehnung zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst und seine Zellen sind dorsal- wie ventralwärts mit den angrenzenden Bindegewebsgebieten in Verbindung getreten, so dass eine Grenze nicht mehr zu erkennen ist.

Die dorsale Myotomkante zeigt, dass noch circa acht Zellen weit ein laterales Coriumblatt als geschlossene Epithellamelle besteht. Diese geht ventralwärts in die embryonalen Bindegewebszellen über, dorsalwärts biegt sie medialwärts ins Muskelblatt um. Am ventralen Myotomfortsatz ist eine mediale und laterale Lamelle aufs deutlichste unterscheidbar. Die mediale kontinuirliche verjüngte Fortsetzung des Muskelblattes besteht ebenfalls aus Muskelfaseranlagen bis fast zur ventralen Kante hin. Hier biegt sie dorsalwärts in eine laterale Lamelle um, die aus regelmäßigem einschichtigen Cylinderepithel besteht. Dasselbe erstreckt sich dorsalwärts so weit empor, als der ventrale Myotomfortsatz besteht, dann gehen ihre Zellen ebenfalls in die embryonalen Bindegewebszellen des Coriumblattes über.

An den vor diesem Segment gelegenen Myotomen sind die Verhältnisse nur in so fern weiter ausgebildet, als die Coriumlamelle dorsalwärts bis zur dorsalen Kante des Myotoms in embryonale Bindegewebszellen aufgelöst ist (Fig. 9, dem 14. Myotom entnommen). Ventral dagegen besteht jetzt und in den nächsten Stadien am ventralen Myotomfortsatz eine laterale Lamelle aus Cylinderepithelzellen wie am 14. Myotom (Fig. 10, ebenfalls dem 14. Myotom entnommen). Das 16. Myotom dieses Stadiums zeigt die Coriumlamelle im mittleren Drittel zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst und steht ventralwärts auch mit den heraufgerückten Zellen des ventro-lateralen Bindegewebes in Verbindung. Es besteht also, abgesehen von dem noch kürzeren ventralen Myotomfortsatz, kein Unterschied hier mit dem Befund des 14. Myotoms. Am dorsalen Drittel des Myotoms aber besteht noch ein ganz geschlossenes, aus Cylinderzellen gebildetes epitheliales Coriumblatt, und dieses grenzt unmittelbar ans Ektoderm. Hier dorsalwärts steht also das dorsolaterale Bindegewebe noch nicht über der dorsalen Myotomkante mit dem dorso-medialen Bindegewebe in Verbindung. Somit bestehen dorsal noch jüngere Zustände als am 14. Segmente. In Fig. 7 ist noch ein Querschnitt durch das 17.—18. Myotom dargestellt, um die Beziehung der hier bereits erkennbaren Rippenanlage zur Muskulatur zu zeigen. In der Zeichnung ist die dorsale Hälfte des 17. und die ventrale Hälfte des 18. Myotoms dargestellt. Zwischen beiden besteht das Intermuskularseptum. In dieses hinein erstreckt sich die erste Anlage des später zur Rippe werdenden Vorknorpelgewebes. Seitlich von der Chorda dorsalis besteht eine kompakte Zellenmasse, die zum Theil Wirbelkörper, zum Theil oberer Bogen wird. Diese Zellenmasse setzt sich lateralwärts gegen das Myotom und in das

Intermuskularseptum fort. Sie bildet einen lateralwärts verlaufenden, leicht ventralwärts gekrümmten, kurzen konischen Zapfen, der beträchtlich dicker und breiter ist als das Intermuskularseptum. Durch sein größeres Volumen beeinflusst derselbe die ventrale Hälfte sowohl des vor ihm als des hinter ihm gelegenen Myotoms. Diese Beeinflussung äußert sich darin, dass ein Theil der Muskelfaseranlagen mit der Rippenanlage in Verbindung tritt, und zwar sind das in diesem Stadium nur Elemente des medialen Muskelblattes des Myotoms. Ein anderer Theil der Faseranlagen aber kommt ventral unter die Rippenanlage zu liegen und erstreckt sich medialwärts eine kleine Strecke weit vor. Auch auf diesem Schnitt ist das dorso-laterale, aus dem Coriumblatt des Myotoms entstehende embryonale Bindegewebe noch gegen die benachbarten Bindegewebsbezirke deutlich abgrenzbar. Der dorsale Theil des Coriumblattes, noch epithelial, lagert unmittelbar dem Ektoderm an. Dadurch ist das dorso-laterale Bindegewebe vom dorso-medialen (Sklerotom) Bindegewebe getrennt. Der ventrale Myotomfortsatz senkt sich in das ventro-laterale Bindegewebe hinein. Die geschlossene Zellenmasse des letzteren ist dorsalwärts (bei *z* der Fig. 7) deutlich gegen die Bindegewebszellen, welche vom Coriumblatt des Myotoms stammen, abgegrenzt.

In diesem Stadium der Eidechse bestehen Zustände, welche ohne Weiteres mit einem frühen Stadium der Rumpfmuskelanlage bei Urodelen vergleichbar sind und mit Ausnahme der Beziehung zu den Rippenanlagen, welche dort am Rumpf fehlen, mit jenen völlig übereinstimmen. Ich hebe hier besonders hervor, dass sich auch bei der Eidechse vom Myotom, nachdem das dorso-mediale Bindegewebe im Sklerotom des Urwirbels ausgestoßen wurde, ein ventraler Myotomfortsatz als geschlossene Doppellamelle ausbildet, welche in die ventrale Körperhälfte herabwächst. Die beiden Lamellen dieses Fortsatzes, welche am ventralen Ende desselben in einander umbiegen, verhalten sich in ganz gleicher Weise verschieden wie bei Urodelen, Selachiern und Knochenfischen. Wir sehen nämlich auch bei Lacerta, dass die mediale Lamelle zuerst zu Muskelfasern wird, in welchen bereits im vorliegenden Stadium kontraktile Fibrillen deutlich nachweisbar sind. Die laterale Lamelle besteht noch aus indifferentem Cylinderepithel. Auch im Verlauf stimmen die Muskelfasern der medialen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes mit den gleichen Muskelfasern von Sire-

donlarven überein, in so fern sie schräg ventral- und kopfwärts gerichtet sind, also den Faserlauf des späteren Musc. obliquus internus zeigen. Wir können also sagen, dass die erste Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur bei Lacerta, d. h. bei den niedersten amnioten Wirbelthieren vollkommen übereinstimmt mit der gleichen Anlage bei Fischen und Amphibien. Die Anuren unterscheiden sich ja nur dadurch von den Urodelen, dass der ventrale Myotomfortsatz frühzeitig vom Myotom sich ablöst, wie das früher schon von mir dargelegt wurde (7). Sehen wir wie nun weiterhin die Verhältnisse bei Lacerta sich gestalten.

Embryonen, fünf Tage nach der Eiablage. Bei einem Eidechsenembryo, welcher am fünften Tage nach der Ablage aus dem Ei genommen wurde, haben sich die dorsalen Kuppen der Myotome so weit kopfwärts umgebogen, und die ventralen Myotomfortsätze weiter schwanzwärts abgeknickt, so dass auf Querschnitten nur selten ein einziges Myotom in einem Schnitt zu sehen ist. Meist sind drei Myotome in einem Schnitte so getroffen, dass die dorsale Kuppe dem hintersten, die Mitte des Myotoms dem mittleren und der ventrale Myotomfortsatz dem vordersten der drei betreffenden Myotome zugehört. Es genügt aber dies zu wissen, um sich leicht auf den Schnitten zu orientiren und die Bildung der Schichten mit Sicherheit zu erkennen. Schon in früheren Stadien hatte diese Knickung der Myotome begonnen, doch ist sie da so gering, dass man auf vielen Querschnitten durch den ganzen Rumpf nur ein einziges Myotom getroffen findet.

Fig. 11 entstammt einem Körperquerschnitt dieses Stadiums, an welchem die Mitte des Myotoms dem 16. Rumpfsegment zugehört, die dorsale Kuppe gehört dem 17. und der ventrale Myotomfortsatz dem 15. Myotom an. An der dorsalen Kuppe erkennt man, dass noch recht primitive Zustände bestehen, da die mediale Lamelle aus vielen Lagen von Muskelfaseranlagen besteht, welche an der Myotomkante lateralwärts in das Coriumblatt umbiegen. Letzteres stellt noch eine geschlossene Cylinderepithellage dar. Es steht aber lateral von diesem Coriumblatt das dorso-laterale mit dem dorso-medialen Bindegewebe in direkter Verbindung, so dass eine Grenze zwischen beiden Bezirken nicht mehr nachweisbar ist. Der mittlere Abschnitt des Myotoms (dem 16. Rumpfsegmente zugehörig) lässt nur eine einheitliche Muskelfasermasse erkennen, welche medialwärts in scharfer Grenze gegen das dorso-mediale Bindegewebe grenzt, lateralwärts

eben so unmittelbar auf das dorso-laterale Bindegewebe trifft. Es besteht hier die Muskellage nicht aus zwei getrennten Schichten, von denen etwa eine mediale vom Muskelblatt, eine laterale von bestimmten Elementen des Coriumblattes ableitbar wäre, sondern die Muskellage ist, wie gesagt, durchaus einheitlich. Zu bemerken ist aber, dass von der medialen Seite aus reichliche Bindegewebszellen zwischen die Muskelfaseranlagen eindringen, eine Sonderung von Bandbezirken der Muskulatur vorbereitend. Auch von der lateralen Seite aus ist ein Eindringen von Bindegewebszellen erkennbar, doch nicht so reichlich wie medial. Ähnliches beschrieb ich auch bei Amphibien (6).

Der ventrale Myotomfortsatz, dem 15. Rumpfsegmente angehörend, zeigt sich noch aus den beiden Lamellen, wie im vorigen Stadium zusammengesetzt. Die mediale Lamelle allein besteht aus Muskelfaseranlagen. Die laterale stellt ein Cylinderepithel dar. Beide biegen am ventralen Ende des Fortsatzes in einander um. An der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Rumpfmuskulatur, welche auf vorliegendem Schnitt mit der Grenze zwischen 16. und 17. Myotom zusammenfällt, liegt lateral vom Myotom zwischen den Zellen des dorso-lateralen Bindegewebes ein Venenquerschnitt, der auch in späteren Stadien zu berücksichtigen ist. Der schon bei vier Tage alten Embryonen beschriebene Fortsatz am medialen Winkel des Myotoms, der gegen die Chorda zu gerichtet ist, tritt auch auf Fig. 11 in diesem Stadium deutlich hervor. Im Übrigen ist nur zu bemerken, dass der ventrale Myotomfortsatz um ein Weniges ventralwärts herabgewachsen ist. Medial von ihm liegen einige abgeplattete spindelförmige Bindegewebszellen, die an die Somatopleura der Parietalplatten grenzen. Letztere besteht durchweg aus ganz platten Zellen, was sich später ändert, und desshalb hier Beachtung verdient. Lateral vom ventralen Myotomfortsatz liegen sehr dicht gedrängte Massen rundlicher Bindegewebszellen. Von einer Anlagerung dieser Elemente an die Basalfläche der Epidermis zum Zwecke der Bildung des Corium ist in diesem Stadium noch nichts zu erkennen.

Dies ist das letzte Stadium, in welchem am Myotom nur eine mediale Muskellamelle zu erkennen ist, während die laterale Lamelle größtentheils zu embryonalen Bindegewebszellen aufgelöst ist. Nur dorsal sowie am ventralen Myotomfortsatze besteht sie aus geschlossenem, noch nicht weiter differenzirten Cylinderepithel. Dabei ist noch auf das Verhalten der gesammten ventralen Leibeswand zu achten: die-

selbe besteht aus dem Ektoderm, embryonalem Bindegewebe und dem Epithel der Somatopleura der Parietalplatten. In dem embryonalen Bindegewebe liegt jederseits die sehr mächtige Nabelvene. So weit das Myotom mit seinem ventralen Fortsatze sich erstreckt, ist das Ektoderm aus zwei Zelllagen zusammengesetzt: einer basalen Cylinderzellenschicht und einer oberflächlichen Deckschicht aus großen platten Zellen. Auch die embryonalen Bindegewebszellen, welche dorsal und besonders im Bereich des ventralen Myotomfortsatzes lateral von diesem liegen, sind sehr reichlich entwickelt, kugelig und dicht gedrängt in vielen Schichten angeordnet. Ventral vom ventralen Myotomfortsatze ändert sich das. Das Ektoderm wird sehr zart und dünn, indem die basale Zellenlage aus ganz platten Zellen besteht, eben so wie die Deckschicht. Der Übergang von der Cylinderzellenschicht in die Plattenzellen ist etwa der ventralen Kante des Myotomfortsatzes entsprechend ein ziemlich plötzlicher. Auch das embryonale Bindegewebe ist ventral vom Myotomfortsatz nur aus äußerst spärlichen platten Zellen mit verästelten Fortsätzen dargestellt, die meist nur in einer Lage angeordnet sind. Nimmt man dazu die aus ganz platten Zellen bestehende Epithellage der Somatopleura, welche die Bauchwand medialwärts abschließt, so findet man, dass die ventrale Rumpfwand ventral vom Myotomfortsatz sehr zart und dünn ist, nur durch die eingelagerten Venen jederseits eine lokale Auftreibung zeigt. Dieses Verhalten, das ich hier genauer geschildert habe, erhält später größere Bedeutung bei der Beurtheilung der Ausbildung der gesammten ventralen Rumpfwand.

Um den Zustand der Verhältnisse der ventralen Rumpfwand in diesem Stadium in der Darstellung zu vervollständigen, füge ich hinzu, dass die Anlagen der Rippen noch nicht so weit ausgebildet sind, dass sie ganz scharf abgrenzbar wären. Das Vorknorpelgewebe geht noch in verwaschenen Grenzen in das umgebende embryonale Bindegewebe über. Die Beziehung der Muskelelemente zu den Rippenanlagen ist auch noch nicht so weit ausgebildet, dass Intercostalmuskeln als gesonderte Schichten unterscheidbar wären. Es besteht ja überhaupt nur eine einzige kompakte Muskelfaserschicht als Anlage der gesammten Rumpfmuskulatur und diese geht, wie die Vergleichung mit dem vorigen Stadium ergiebt, ganz aus der medialen Lamelle des Myotoms, dem Muskelblatt dieses Gebildes, hervor. Erst im folgenden Stadium bildet sich auch eine laterale Muskellage aus und diese führt zur ersten Schichtenbildung an der Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur.

Ehe wir zur Schilderung der Weiterbildung der ventralen Rumpfmuskulatur übergehen, möchte ich noch mit einigen Worten auf das Verhalten der dorsalen Myotomkante eingehen. Auf Fig. 9 ist diese Kante von einem vier Tage nach der Ablage dem Ei entnommenen Eidechsenembryo dargestellt. Sie entspricht dem 14. Myotom. Hier erkennt man, dass die Zellen des Coriumblattes bis fast zur Kante sich zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst haben. An der Kante selbst, wo die mediale Muskellamelle lateralwärts umschlägt, bestehen auf dem Schnitt noch etwa vier hohe Cylinderzellen, welche eine einschichtige geschlossene Epithellage bilden; daran schließt sich aber dann das embryonale Bindegewebe, so dass das Coriumblatt ganz dorsal bereits endigt. Vergleichen wir nun damit einen gleichen Schnitt von einem zwei Tage älteren Embryo (Fig. 12), so erkennt man an der dorsalen Myotomkante, dass die Zellen des medialen Muskelblattes dicht gehäuft lateralwärts umbiegen in eine mehrschichtige Zelllamelle, deren Elemente nicht cylindrisch sind, sondern rundliche Querschnitte zeigen. Diese Lage erstreckt sich etwa sieben Zellenbreiten ventralwärts herab und hört dann frei auf, lässt keine direkte Beziehung zu den embryonalen Bindegewebszellen, die ventralwärts folgen, erkennen.

Embryonen, sieben Tage nach der Eiablage. Füge ich zur Darstellung eines weiteren Stadiums Fig. 14 bei, welche einen gleichen Schnitt von einem Embryo darstellt, der einen Tag älter ist (sieben Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde), so findet man, dass diese laterale Lamelle des Myotoms von der dorsalen Kante sich weiter ventralwärts ausgebildet hat. Sie besteht nunmehr aus einer mehrfachen Lage von Muskelfaseranlagen, welche bereits polar angeordnete kontraktile Fibrillen enthalten. Auf dem Schnitt sind, wie ich es schon oben bei dem fünf Tage alten Embryo schilderte, die Myotome so weit abgeknickt, dass man Theile von drei bis vier Segmenten in einem Totalquerschnitt über einander findet. So zeigt die Fig. 14 auch zwei Segmenttheile. Die Kuppe des Myotoms gehört dem 16., der untere Theil dem 15. Segment zu. Trotzdem kann man doch erkennen, dass die laterale Lamelle, welche hier, wie gesagt, aus Muskelfaseranlagen besteht, weiter herabgewachsen ist, als bei dem jüngeren Embryo. Sie hört auch hier noch dorsal von der Seitenlinie mit freiem Rande auf. Um einen Überblick über den Befund am Myotom in diesem Stadium zu geben, habe ich Fig. 13 ausgeführt, welche Theile von drei Myotomen über einander zeigt, aus welchen man sich aber auch den Bau

eines einzigen Myotoms klar machen kann. Daran erkennt man, dass ein mächtiges, aus vielen Faserlagen zusammengesetztes mediales Muskelblatt besteht, welches ventralwärts sich verschmächtigend in die mediale Lamelle des Myotomfortsatzes (*pv*) übergeht. An der dorsalen (*do*) und ventralen (*ve*) Kante biegt dies Muskelblatt lateralwärts um und erstreckt sich je ein Drittel, am dorsalen Theil abwärts, am ventralen aufwärts, um dann mit freiem Rand aufzuhören. Ein mittleres Drittel des Myotoms besteht also nur aus dem medialen Muskelblatt. Von diesem mittleren Drittel gehört die obere Hälfte der dorsalen, die untere Hälfte der ventralen Rumpfmuskulatur zu.

Vergleichen wir die Zustände der dorsalen Myotomkante zuerst, so ergiebt sich aus den drei geschilderten Stadien, dass zuerst das laterale Coriumblatt, aus einschichtigem Cylinderepithel bestehend, bis zur dorsalen Kante hinauf zu embryonalen verästelten Bindegewebszellen aufgelöst wird. So zeigt es sich bei fünf Tage alten Embryonen. Dann bildet sich sekundär von der dorsalen Kante aus herabwachsend eine laterale Lamelle von Muskelfaseranlagen aus, die nicht aus dem primären Coriumblatt abgeleitet werden darf, denn dieses war schon in anderem Sinne aufgebraucht. So findet man denn im dorsalen Rumpfmuskelbezirk eine doppelte Schicht von Muskelfasern, eine mediale mächtigere und eine laterale schmächtigere. Doch besteht diese Schichtung nur ganz kurze Zeit. Wenn die Muskelfasern der lateralen Schicht sich vermehren, verschwindet die Trennungsgrenze zwischen der lateralen und medialen Schicht vollständig.

Ganz anders stellen sich die weiteren Differenzirungsvorgänge an der ventralen Rumpfmuskulatur dar. Nehmen wir den Zustand der ventralen Hälfte der Fig. 13, von einem Embryo von Lacerta, der sieben Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde, bei starker Vergrößerung vor, um das Verhalten genau kennen zu lernen:

Fig. 15 stellt die ventrale Rumpfmuskulatur vom 14. Rumpfsegment im Querschnitt dar. Hier bestehen schon wesentlich andere Zustände, wie im letzten Stadium. Man hat an der Anlage dieser Muskelgruppe zwei Abschnitte scharf zu unterscheiden, einen dorsalen und einen ventralen. Der dorsale schließt sich unmittelbar an die dorsale Rumpfmuskulatur an, die auf Fig. 15 nicht dargestellt ist und stellt einen sehr dicken kompakten Theil der Bauchmuskelanlagen dar. An ihm sind drei gesonderte Schichten zu unterscheiden: 1) eine laterale Schicht, welche eine mehrschichtige

Lage darstellt (Fig. 15 *ml*). Ich nenne diesen Muskelfaserkomplex den primären lateralen Muskelwulst. Dieser verjüngt sich dorsalwärts und endigt frei, zugeschärft in der Seitenlinie (d. h. der Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur). Auch ventralwärts verjüngt sich diese Muskellage und geht in die laterale Lamelle (*l*) des ventralen Myotomfortsatzes (*pv*) kontinuirlich über. Gegen die medial sich anschließende Muskelschicht ist diese laterale Muskellage vollkommen scharf getrennt. 2) Eine mittlere (*mm*) und 3) eine mediale Schicht (*mi*). Diese beiden Schichten setzen sich ventralwärts gemeinsam in die mediale Lamelle (*m*) des ventralen Myotomfortsatzes kontinuirlich fort, dorsalwärts trennen sie sich aber von einander und während die zweite, mittlere Schicht (*mm*) kontinuirlich in die dorsale Rumpfmuskulatur übergeht, biegt die dritte, medialste Lage (*mi*) sich medialwärts gegen die Chorda dorsalis hin, durch embryonales Bindegewebe von der dorsalen Rumpfmuskelmasse völlig getrennt. Sie endigt auch bald mit freiem Rande, wie auf Fig. 13 und 15 ersichtlich, erreicht noch lange nicht die Chorda, oder ihre die Anlage der knorpeligen Wirbelkörper darstellende Scheide. Während die Muskelfaseranlagen der lateralen und mittleren Schicht dieses Abschnittes alle im Querschnitt getroffen sind, sind die Fasern der medialen Schicht zum großen Theil schräg, fast längsdurchschnitten, wie auf der Figur ersichtlich. Während die Muskelfasern der beiden erstgenannten Lagen einen längsgerichteten Verlauf, parallel der Längsachse des Körpers zeigen, kommt den Faseranlagen der medialen Schicht ein fast querer Verlauf zu.

Der kompakte aus drei Muskelschichten bestehende dorsale Abschnitt der ventralen Rumpfmuskulatur setzt sich kontinuirlich in den ventralen schmächtigeren Abschnitt der Anlage dieser Muskelgruppe fort. An letzterem unterscheidet man, wie im vorigen Stadium, zwei scharf gesonderte Schichten, eine laterale und eine mediale. Beide biegen am ventralen Ende des Fortsatzes, das leicht keulenförmig verdickt ist, in einander um. Die mediale Lamelle besteht aus Muskelfasern mit peripherem Fibrillenmantel und zeigt eine Dicke von zwei bis drei Faserlagen. Sie setzt sich dorsalwärts, wie oben gesagt, in die mittlere und mediale Schicht des dorsalen Theiles der ventralen Rumpfmuskelanlagen fort. Durch die mittlere Schicht steht sie auch mit der dorsalen Rumpfmuskulatur in kontinuirlicher Verbindung. Die laterale Schicht des ventralen Myotomfortsatzes besteht hier nahe dem ventralen Ende dieses Fortsatzes noch aus einschichtigem Cylinderepithel, dorsalwärts geht sie in die Muskel-

faseranlagen über, welche die laterale Schicht des dorsalen Abschnittes der ventralen Rumpfmuskulatur bilden.

Vergleichen wir diesen Befund mit dem vorigen Stadium, so bestehen zwar am distalen Theil des ventralen Myotomfortsatzes noch gleiche Zustände wie dort, am proximalen Theile aber haben sich Schichten gebildet, die späterhin große Bedeutung erhalten. Eine dieser Schichten, die laterale, der primäre laterale Muskelwulst, ist neu entstanden, durch Emporwachsen der lateralen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes, deren Zellen sich reichlich vermehrt haben und nach oben emporrückten. Die mittlere und mediale Schicht dieser Muskelanlagen haben sich schärfer als im vorigen Stadium von einander gesondert, sie sind beides Differenzirungen der medialen Rumpfmuskelmasse. Die specielle Art der Differenzirung der lateralen Muskellamelle verhält sich hier ventral anders als an der dorsalen Myotomkante. Eine Auflösung des Coriumblattes des Myotoms bis zur ventralen Kante findet nicht statt. Hier bleibt stets der Ausdehnung des schmächtigen ventralen Myotomfortsatzes entsprechend eine einschichtige Cylinderepithellage als laterale Lamelle dieses Fortsatzes bestehen. Wenn deren Elemente sich reichlich vermehren, so bilden sie am dorsalen freien Rande dieser Epithellamelle eine mächtige Zellenmasse, in welcher die Anlage einer Gruppe ventraler Rumpfmuskeln vorgebildet ist.

An den drei Myotomen, die vor der Anlage der hinteren Extremität liegen (sie stellen das 24.—26. Myotom dar), zeigt sich das ventrale Ende des ventralen Myotomfortsatzes medialwärts eingekrümmt und bildet einen Zellenwulst, der nach vorn kontinuirlich in das glatte ventrale Ende dieses Fortsatzes am 23. Myotom übergeht. In diesem Wulst ist die erste Anlage des Musc. pyramidalis enthalten.

Embryo, 10 Tage nach der Eiablage. Wie wenig bis jetzt die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur in die ventrale Rumpfhälfte herabgewachsen ist zeigt Fig. 16, welche einen Totalquerschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Lacerta darstellt, der 10 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde. Der Schnitt liegt im 16. Rumpfsegment. Der Embryo ist drei Tage älter als der im vorigen Stadium geschilderte, bei welchem demnach die Muskulatur noch nicht einmal so weit herabgewachsen ist.

Auf diesem Bilde ist rechts die Beziehung der Rippe (*k*) zur Muskulatur ersichtlich. Um die ganze Länge der Rippe darstellen zu können, wurde die Abbildung aus vier auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Man erkennt, dass die Rippe sich in die Muskelmasse

hineinerstreckt und zwar liegt ein schmächtiger Theil der Rumpfmuskulatur medial von der Rippe, der größere Theil liegt lateral von ihr. Daraus ergiebt sich, dass Fasern der medialen Muskelmasse zuerst mit der Rippe in Beziehung treten, derart, dass sie an ihr inseriren. Ich habe oben schon hervorgehoben, dass die Rippenanlage, in das intermusculare Septum hineinwachsend, eine beträchtlich größere Dickenausdehnung besitzt als das bindegewebige Septum. Bei ihrer Dickenausdehnung erstreckt sie sich desshalb sowohl zwischen die Fasern des davor gelegenen als des dahinter folgenden Segmentes hinein. Hier sind es naturgemäß dann die medialen Muskelfasern, welche von Rippe zu Rippe verlaufen. Die Abbildung zeigt ferner, dass die medial von der Rippe gelegene Muskelmasse noch nicht weit medial vorgedrungen ist, sie hört dann noch mit freiem Rande auf. Diese Stelle ist der mediale Winkel des Myotoms (Fig. 16 *x*). Endlich zeigt sich, dass die Rippe sich nur durch den dorsalen Bereich der ventralen Rumpfmuskulatur erstreckt, der die geschilderten Schichten im vorigen Stadium schon erkennen ließ. Der ventrale Abschnitt (*pr*), welcher schmächtig ausgebildet ist und den distalen Theil des ventralen Myotomfortsatzes darstellt, zeigt keine Beziehung zur Rippe. Auf der linken Hälfte der Fig. 16 ist die Verästelung eines Spinalnerven (*n*) in seiner Beziehung zur Muskulatur und zum Integument dargestellt. Dieses Bild wurde aus sechs auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Man erkennt, wie sich aus der dorsalen und ventralen Nervenwurzel des Rückenmarks (*sp*) der gemischte Spinalnervenstamm zusammensetzt. Dieser theilt sich in einen dorsalen Astkomplex und einen ventralen Ast. Der erste Zweig, welchen der ventrale Ast abgiebt, ist der Ramus visceralis (*rv*), welcher zum Grenzstrange des Sympathicus verläuft. Die centralwärts von diesem Zweig abgehenden Äste betrachte ich als dem Ramus dorsalis des Spinalnerven zugehörig. Dadurch tritt auch die Grenze der dorsalen und ventralen Rumpfmuskulatur deutlich hervor, welche durch den als Hautast weiter verlaufenden Ramus lateralis (*rl*) bezeichnet wird. Dorsal von ihm sind auf dem Querschnitt Theile der dorsalen Rumpfmuskulatur von drei Segmenten getroffen, ventral Theile von zwei hinter einander gelegenen Segmenten der ventralen Rumpfmuskulatur. So weit, wie die Rumpfmuskulatur sich heraberstreckt (*z*), so weit ist auch die gesammte Rumpfwand in ihrer Ausbildung anders gestaltet, als weiter ventralwärts. Das Ektoderm ist bis zum ventralen Ende der Rumpfmuskulatur aus einer basalen Lage von hohen Cylinder-

zellen und einer Lage platter Deckzellen aufgebaut. Von dem Punkte des ventralen Endes der Rumpfmuskulatur an ist es plötzlich nur ein ganz plattes zweischichtiges Epithel. Auch das Hautfaserblatt der Parietalplatten, die Somatopleura (*so*) ist bis zu dieser Stelle aus rundlichen Zellen zusammengesetzt, von da an ventralwärts besteht sie aus ganz platten Elementen in einschichtiger Lage. Endlich füge ich noch hinzu, dass es leicht ist, die Hautäste der Spinalnerven bis zur Epidermis zu verfolgen, wie ich dies auf der Abbildung auch dargestellt habe.

Embryonen, 12 Tage nach der Eiablage. Wenden wir uns nach dieser Abschweifung, welche die Gesammtausbildung der Rumpfwand betraf, wieder zur ventralen Rumpfmuskulatur, so finden wir bei einem zwei Tage älteren Fötus, der am 12. Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurde, Verhältnisse, wie sie auf Fig. 17 vom 16. Segmente dargestellt sind. Hier haben sich erstens die drei Schichten des dorsalen Abschnittes der ventralen Muskelmasse weiter gesondert, so dass schon die Anlagen der einzelnen späteren Muskellagen erkannt werden können, andererseits haben sich alle Elemente des ventralen schmächtigen Myotomfortsatzes (*pv*) zu Muskelfaseranlagen weitergebildet, was besonders die laterale Schicht wesentlich verändert erscheinen lässt. Diese besteht aus vielfachen Lagen von Muskelfaseranlagen. Man erkennt aber, dass an der ventralen Kante die laterale und mediale Muskellamelle in einander umbiegen. In einem früheren Stadium (7 Tage alt) schilderte ich, dass die laterale Lamelle des Myotomfortsatzes ihre Zellen, unter reichlicher Vermehrung dorsalwärts gegen die Seitenlinie zu einem mächtigen Zellenwulst emporschiebend, anhäufte. Der Bezirk dieses primären lateralen Muskelwulstes, der in jenem Stadium aus gleichartigen Elementen bestehend, eine vollkommen einheitliche Masse bildete, hat sich jetzt, obgleich er noch deutlich abgrenzbar ist, in drei Schichten gesondert, die ich als äußere (*a*), mittlere (*b*) und innere (*c*) unterscheiden will. Die äußere stellt die Anlage des Obliquus externus superficialis, die mittlere die des Obliquus externus profundus und die innere die Anlage des Intercostalis externus dar. Diese drei Schichten bestehen aus ganz gleichartigen Muskelfaseranlagen, in welchen bereits kontraktile Fibrillen ausgebildet sind. Die Schichten sind von einander getrennt durch spärliche verästelte embryonale Bindegewebszellen. Die Anlagen der beiden Obliqui externi sind, jede für sich, einheitlich, die des Intercostalis externus zeigt,

wie hier die Beziehung zu den Rippen erst erworben wird. Die meisten Fasern verlaufen noch über die laterale Fläche der Rippe herab, nur die am weitesten medial gelegenen Fasern treten mit der Rippe in Verbindung. Es beginnt also hier eine Sonderung in Intercostalis externus longus und brevis.

Alle diese Muskelanlagen stehen dorsalwärts nicht mit der dorsalen Rumpfmuskelmasse in Verbindung. Zum Theil enden dorsal die Faseranlagen an der Rippenanlage, die übrigen, welche den Anschluss an die Rippe noch nicht erreicht haben, enden mit freiem Rande. Ventralwärts gehen die beiden Obliqui externi in die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes kontinuirlich über, sind aber doch dadurch scharf von ihm abgrenzbar, dass diese laterale Lamelle an einer bestimmten Stelle einen mächtigen Wulst bildet, der sich ventralwärts wieder verschmälert. Diesen bezeichne ich als den sekundären lateralen Muskelwulst (Fig. 17 *r*). Genau an die dorsale Kuppe dieses Wulstes setzt sich die ziemlich dicke, schichtenreiche Anlage des Obliquus externus superficialis an. Die Anlage des Obliquus externus profundus geht mehr medial in diesen Wulst über. Weiter ventralwärts hängt auch die Anlage des Intercostalis externus mit ihm zusammen. Die Verbindung der drei genannten Muskelschichten ventralwärts mit diesem Wulste ist dabei aber eine vollkommen kontinuirliche.

Die seither geschilderten Muskelschichten, welche sich aus der proximalen Hälfte der Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur differenzirt haben, sind alle Derivate jenes auf Fig. 15 vom 7 Tage alten Embryo dargestellten primären lateralen Muskelwulstes (*m.l*), der durch die emporwachsende laterale Muskellamelle gebildet wurde.

Medial schließen sich nun die weiteren Muskelschichten an, in welchen wir den Intercostalis internus, Obliquus internus und Transversus zu erblicken haben. Diese Anlagen stehen in Fig. 17 dorsalwärts auch nicht mit der dorsalen Rumpfmuskelmasse in Verbindung. Nimmt man aber einen Schnitt zur Hand, an welchem nicht gerade an der Stelle, wie in Fig. 17, ein Rippenquerschnitt (*k*) liegt, so erkennt man, dass sowohl der Intercostalis internus als der Obliquus internus mit der dorsalen Rumpfmuskelmasse in Zusammenhang stehen. Diese beiden Muskeln sind auf Fig. 17 noch nicht so weit von einander gesondert, wie das späterhin der Fall ist. Nur einige Fasern, welche dem späteren Intercostalis internus brevis entsprechen, sieht man als selbständigen Komplex schon jetzt von der übrigen Muskel-

masse abgelöst (*d*). Dagegen bilden Intercostalis internus longus und Obliquus internus noch eine einheitliche Muskelschicht von beträchtlicher Dicke (*e*). Sie gehen ventralwärts in die mediale Lamelle des kräftigen ventralen Myotomfortsatzes (*p.v*) über, dorsalwärts sieht man sie auf vorliegendem Bilde mächtig verdickt kontinuirlich in eine dicke gedrungene Fasermasse (*f*) fortgesetzt, welche sich längs der Somatopleura der Parietalplatten eine kurze Strecke weit ventralwärts herabschiebt, um dann frei zu endigen. In diesem Stratum sind die Muskelfaseranlagen nicht quer, sondern der Länge nach durchschnitten. Sie verlaufen demnach dorso-ventral, parallel dem Körperquerschnitt. Diese Verlaufsrichtung nehmen die Fasern aber vom Querschnitt der Obliquus internus-Anlage erst ganz allmählich an. Das geschilderte Stratum ist nichts Anderes, als die Anlage des Musculus transversus, der sich somit als ein Abspaltungsprodukt des Obliquus internus und Intercostalis internus longus ergiebt. Die Anlagen dieser drei Muskelschichten hängen an ihrem dorsalen Beginn noch vollkommen mit einander zusammen. In den geschilderten Muskelschichten, die hier schon ganz wohl zu erkennen sind, haben wir aber nur einen Theil der späteren den Bezeichnungen entsprechenden Muskeln vor uns. Ventralwärts beziehen nämlich diese Muskelanlagen alle, mit Ausnahme des Transversus, der an seinem ventralen Ende frei aufhört und sein Bildungsmaterial von oben her bezieht, weiteres Material aus den Faseranlagen, die den kräftigen ventralen Myotomfortsatz bilden. In letzterem, der, wie ich oben erwähnte, aus zwei Schichten besteht, welche am ventralen Ende des Fortsatzes in einander umbiegen, haben wir also einen wichtigen Vegetationspunkt der gesammten ventralen Muskulatur vor uns. Er liefert aus seiner lateralen Schicht dorsalwärts Material für den Obliquus externus superficialis, profundus und den Intercostalis externus, aus seiner medialen Schicht für den Intercostalis internus und den Obliquus internus. Endlich ist in den weiteren Faseranlagen beider Schichten die Anlage des gesammten Systems des Rectus enthalten. An den drei vor der Anlage der hinteren Extremität gelegenen Segmenten ist die Anlage des Musc. pyramidalis sehr deutlich geworden, dargestellt in dem medialwärts eingebogenen ventralen Rande des ventralen Myotomfortsatzes.

Auf die Anlage eines weiteren ventralen Rumpfmuskels bleibt noch einzugehen. Dies betrifft den in einer früheren Arbeit als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichneten Muskel (Musculus subvertebralis s. transversus dorsalis). Die Anlage dieses Muskels

beschränkt sich von vorn herein auf die Rumpfsegmente, denen er auch später zukommt. An den fünf letzten Segmenten vor dem Becken kommt er gar nicht zur Anlage. Im vorher beschriebenen Stadium fand sich seine Anlage in kontinuirlichem Zusammenhang mit dem Obliquus internus und transversus. Er bildet sich von deren dorsalem Ende, aus welchem sich später der Ursprung dieser Muskeln entwickelt, als direkte Fortsetzung dieser Muskeln in Form eines kräftigen frei endigenden Zellenbündels. Dieses erstreckt sich eine kurze Strecke weit medialwärts gegen die Anlage der Wirbelsäule hin, die es aber noch lange nicht erreicht. In diesem älteren Stadium (12 Tage nach der Eiablage) hat sich seine Anlage ganz von den beiden genannten Muskeln abgelöst, zeigt dagegen an einigen Schnitten Verbindung mit der dorsalen Rumpfmuskulatur. Dieselbe erstreckt sich auch jetzt nicht sehr weit medialwärts, auf Fig. 17 ist sie bis zu ihrem freien Ende dargestellt (*h*).

In diesem Stadium, das einem Embryo, 12 Tage nach der Eiablage, entspricht, kann man zum ersten Male am ventralen Myotomfortsatze Schichtungen erkennen, welche die späteren Schichten der Bauchmuskulatur vorbereiten. Doch sind diese Schichten hier noch nicht völlig gesondert, sie erfahren bald eine weitere Zerlegung. Immerhin ist in diesem Stadium gegenüber dem Befund, welchen ein Embryo 10 Tage nach der Eiablage darbot, schon ein bedeutsamer Fortschritt zu erkennen. Bei jenem bestand nur eine mächtige laterale Muskelschicht, die durchaus einheitlich, eine Sonderung der Intercostales obliqui externi und des Rectus noch nicht erkennen ließ. An der medialen Muskellamelle hatte sich auch noch keine Sonderung in Intercostales interni, obliquus internus und transversus ausgebildet; eben so wenig war ein Theil des Rectus, der aus der medialen Muskellamelle sich bildet, als gesonderter Muskel nachweisbar. Es schob sich medialwärts von der Rippe ein Fortsatz des Myotoms gegen die Wirbelsäule eine kurze Strecke weit vor. Dieser Fortsatz steht in inniger Beziehung zum parietalen Blatt des Peritoneums und enthält die Anlagen der Musculi obliquus internus, transversus und intercostalis internus dorsalis longus. Die Anlagen dieser drei Muskeln sind auch an dem 12 Tage alten Embryo noch nicht völlig von einander gesondert.

Es erhebt sich aber hier eine Frage, auf die noch näher einzugehen ist, bevor wir zur Schilderung späterer Stadien übergehen. Das betrifft das Verhalten des Peritonealepithels, besonders an der Stelle, wo es in inniger Beziehung zur ventralen Rumpfmuskulatur

steht. In der Ausdehnung x—y auf Fig. 16 und 17 findet man diesen Bezirk. Der die Urniere bekleidende Peritonealüberzug besteht aus ganz platten Zellen. Er schlägt bei x lateralwärts um (Fig. 16) und verläuft ventralwärts als innere Auskleidung an der Bauchwand herab. Von x—y besteht nun das Peritonealepithel aus kubischen, zum Theil sogar aus hohen cylindrischen Zellen, die erst von y an ventralwärts allmählich ganz abgeplattete Form annehmen. An dem Bezirk x—y ist die Zellenmasse, welche die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur bildet, dem hohen Epithel des Peritoneums so fest angeschlossen, dass es den Anschein erweckt, als ob hier Elemente des Peritonealepithels aus dem Epithelverbande austreten und den hier sich bildenden Muskelanlagen Zellmaterial zuführten. Es würde davon zunächst der Musc. transversus, aber auch der intercostalis internus dorsalis longus (subvertebralis, transversus dorsalis) und der obliquus internus betroffen. Die von SCHNEIDER u. A. aufgestellte Eintheilung der Bauchmuskeln in parietale und viscerale Muskeln würde dadurch eine entwicklungsgeschichtliche Begründung erhalten. Trotz der innigen Anlagerung der Muskelfaseranlagen an das Peritonealepithel konnte ich aber ein Ablösen von Peritonealepithelzellen und Einrücken zwischen die Muskelfaseranlagen nicht nachweisen. Es bleibt aber dann nach einem Grunde zu suchen, warum gerade an dem Punkte x—y, wo sich dieser innige Anschluss der genannten Muskelanlagen an das Peritonealepithel findet, die Zellen des letzteren kubische und cylindrische Form besitzen, während sie doch im Übrigen aus ganz platten Elementen bestehen. Dieser Grund ist meines Erachtens zu finden. Man braucht nur das Verhalten des Integumentes zur Vergleichung heranzuziehen. Nicht nur die Anlage der Lederhaut, sondern auch die Epidermis zeigt sich genau so weit ventralwärts herab kräftig ausgebildet, als der ventrale Myotomfortsatz herabgewachsen ist. Ventralwärts von diesem besteht überhaupt keine Lederhaut und die Epidermis besteht nur aus einer einfachen Lage abgeplatteter Zellen. Wenn auch die Beziehung der ventralen Muskulatur zum Integument keine innige ist, so sind doch beide Theile der gesammten ventralen Rumpfwand und zu letzterer gehört auch medial das Peritonealepithel. Ventral vom Ende des ventralen Myotomfortsatzes befinden sich aber keine Bestandtheile der späteren bleibenden ventralen Rumpfwand, dieselbe wächst vielmehr in ihrer Gesammtheit, bestehend aus Integument, Fascien, Muskulatur mit Nerven und Peritoneum von oben herab. Die zuerst bestehende primäre ventrale Rumpfwand, aus ektodermalem Epithel, spärlichen

embryonalen Bindegewebszellen und dem platten Peritonealepithel bestehend, schrumpft in dem Maße zusammen, als mit dem ventralen Myotomfortsatz auch das Integument und das Peritonealepithel der sekundären bleibenden Rumpfwand herabwächst. In dem vorliegenden Stadium nun sahen wir, wie der Bezirk x—y des Peritonealepithels seine Zellen reichlicher vermehrt, zur Beschaffung des Zellenmaterials bei dem folgenden Herabrücken dieses Theiles der sekundären ventralen Rumpfwand. So erklärt sich zwanglos die stärkere Ausbildung des Peritonealepithels im Bezirke x—y (Fig. 16 und 17), ohne dass desshalb seine Zellen Material für ventrale Rumpfmuskulatur liefern mussten. Es gehen vielmehr sämmtliche ventrale Rumpfmuskeln aus der geschlossenen einheitlichen Masse des Urwirbels und seines ventralen Myotomfortsatzes hervor, der durch Zerklüftung ursprünglich einheitlicher Massen verschiedene Schichten ausbildet. Die einzige genetische Verschiedenheit von vorn herein besteht in der Existenz von zwei primären Muskelschichten, einer medialen, zuerst gebildeten und einer lateralen, später gebildeten. Die mediale geht direkt hervor aus der medialen Urwirbellamelle, welche sich in die mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes kontinuirlich fortsetzt, die laterale Lamelle bildet sich aus der lateralen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes, die am ventralen Ende dieses Fortsatzes kontinuirlich in die mediale Lamelle umbiegt. Dorsalwärts hört aber diese laterale Muskellamelle in der Gegend der Seitenlinie des Körpers mit freiem Rande auf. Wir dürfen sie nicht von der lateralen Lamelle des Urwirbels (Myotoms) ableiten, da diese schon früher aufgelöst wurde zur Bildung von embryonalem Bindegewebe. Erst nach dieser Auflösung bildet sich die laterale Muskelschicht von der dorsalen sowie von der ventralen Kuppe des Myotoms aus. Die von der dorsalen Kuppe herabwachsende und die von der ventralen Myotomkuppe hinaufwachsende laterale Muskelschicht treffen sich aber nicht in der Seitenlinie so, dass eine kontinuirliche laterale Muskellage bestände, wie ich dies bei urodelen Amphibien früher beschrieben habe, sondern indem der dorsale, wie der ventrale Theil dieser lateralen Schicht sofort bei seiner Bildung zu verschiedenen Muskeln sich differenzirt, so bleiben auch diese beiden Abschnitte in der Seitenlinie stets getrennt von einander. Auch erinnere ich hier nochmals daran, dass bei Lacerta nicht wie bei Urodelen die Ausbildung der Muskelfasern der lateralen Muskelschicht am ventralen Myotomfortsatz an dessen ventraler Kuppe beginnt und von

da gleichmäßig dorsalwärts fortschreitet, sondern, dass die ersten Muskelfasern der lateralen Schicht gerade ventral von der Seitenlinie zuerst auftreten und hier eine mächtige Masse bilden, welche dorsalwärts mit freiem Rande endigt, ventralwärts aber in die noch aus indifferenten Epithelzellen bestehende laterale Lage des ventralen Myotomfortsatzes kontinuirlich übergehen. Dies ist auf Fig. 15 vom sieben Tage alten Embryo dargestellt.

Nach dieser Rekapitulation kehre ich zu dem Befunde an einem 12 Tage alten Embryo von Lacerta zurück, wie er auf Fig. 17 dargestellt ist und wir haben nun von da aus zu verfolgen, wie sich in späteren Stadien die ventrale Muskulatur weiter ausbildet. Um dies zur Anschauung zu bringen, habe ich von älteren Stadien Querschnitte durch dieselbe Rumpfgegend, welcher Fig. 17 vom 12 Tage alten Embryo entstammt, abgebildet, und man kann an diesen Zeichnungen, welche alle mit dem ABBE'schen Zeichenapparat angefertigt wurden, aufs genaueste die folgenden Vorgänge erkennen.

Embryo, 16 Tage nach der Eiablage. Fig. 18 entstammt einem Embryo von Lacerta, welcher 16 Tage nach der Ablage des Eies konservirt wurde, er ist also vier Tage älter als der Embryo, welcher der Fig. 17 zu Grunde liegt. Der Schnitt geht durch das gleiche Körpersegment, welchem die Fig. 17 entstammt. Da die Vergrößerung die gleiche ist, so kann man auch alle Größenverhältnisse direkt mit einander vergleichen.

Zunächst erkennt man, dass die Längsausdehnung der ganzen ventralen Rumpfmuskulatur dorso-ventral eine größere geworden ist und eben so ist auch die Dickenausdehnung nun eine stärkere. Im Ganzen ist also die Bauchmuskulatur ventralwärts etwas herabgerückt, aber nicht so beträchtlich, wie man nach der Längendifferenz zwischen Fig. 17 und 18 vermuthen sollte, weil ja auch der Gesammtorganismus beträchtlich an Größe zugenommen hat. Wie kommt nun das Längenwachsthum zu Stande? Es ist dazu, wie ein Blick auf die beiden Figuren ergiebt, keine starke Vermehrung der Muskelfaseranlagen nothwendig. Schon durch einfache Verlagerung und Auseinanderrücken, Lockern der auf Fig. 17 noch dicht gedrängt liegenden Muskelfasern kann das Bild Fig. 18 hinsichtlich der dorso-ventralen Ausdehnung der ventralen Rumpfmuskulatur erreicht werden. Mit diesem Auseinanderrücken der Muskelfaseranlagen ist ein stärkeres Eindringen von embryonalem Bindegewebe zwischen die Fasern jedes einzelnen Muskels verknüpft. Das Eindringen von solchem Bindegewebe zwischen die Muskelschichten sondert die letzteren deutlicher

und spielt eine Rolle bei der Zunahme der Dickenausdehnung der gesammten ventralen Rumpfmuskelmasse. Man hat natürlich bei der Verwerthung dieser Thatsachen daran zu denken, dass solche Unterschiede in der Anordnung der Muskelfasern durch Kontraktionszustände veranlasst sein können. Das ist leicht zu eliminiren: Ich habe auf den vorliegenden Abbildungen stets nur erschlaffte Muskeln dargestellt. Man erhält unter den konservirten Embryonen zuweilen Exemplare, deren Rumpfmuskulatur einseitig kontrahirt ist. Durch Vergleichung von Querschnitten solcher Embryonen mit anderen, deren Muskulatur erschlafft ist, erhält man leicht die Gewissheit in einem gegebenen Falle wirklich erschlaffte Muskeln vor sich zu haben. So stellen auch Fig. 17 und 18 Schnitte durch völlig schlaffe Muskeln dar. Betrachten wir die Abschnitte der ventralen Rumpfmuskulatur auf Fig. 18, so erkennt man auch hier einen dorsalen und ventralen Bezirk. Der dorsale ist der schichtenreichere Bezirk, der sich unmittelbar an die dorsale Rumpfmuskulatur anschließt, der ventrale Bezirk beginnt mit dem schon früher geschilderten mächtigen Wulst, der sich allmählich schärfer abgrenzt und wie wir sehen werden später zum lateralen Rande des Rectus wird. In dem dorsalen Bezirk der ventralen Rumpfmuskelmasse erkennt man die Schichten weiter gesondert. Der Obliquus externus superficialis stellt eine dorso-ventral längere, aber aus weniger Faserlagen zusammengesetzte Muskelplatte dar. Dieselbe ist schärfer abgrenzbar als im letztgeschilderten Stadium, besonders ist sie jetzt schärfer getrennt von dem wulstförmigen späteren lateralen Rectusrande. Der Obliquus externus profundus ist ebenfalls deutlich abgrenzbar, als locker gefügte, ziemlich dicke Fasermasse, welche ventralwärts an der medialen Fläche der Rectusanlage eine Strecke weit herabreicht, dann aber noch kontinuirlich in die Fasern des Rectus übergeht. Der medial folgende Intercostalis externus lässt einen langen und kurzen Theil unterscheiden, aber nicht als gesonderte Schichten. Man sieht nur, dass lateral vom Querschnitt der Rippe (Fig. 18, der ventrale Rippenschnitt) viel weniger Muskelfasern liegen als dorsal vom Rippenquerschnitt. Daraus folgt, dass nur ein Theil der Muskelfasern über die laterale Fläche der Rippe herabverlaufen, ein anderer Theil aber an der Rippe inserirt. So ist im verschiedenen Verhalten der Muskelfasern schon ein Intercostalis externus longus und brevis vorgebildet, wenn auch die Sonderung in zwei durch Bindewebe getrennte Schichten noch nicht nachweisbar ist.

An seinem ventralen Ende hat sich der Intercostalis externus vom Obliquus externus profundus und der Rectusanlage frei gemacht.

Medial vom Intercostalis externus folgen der Intercostalis internus, Obliquus internus und transversus. Diese drei Muskeln stellten im letzten Stadium in ihren dorsalen Theilen noch eine einheitliche Muskelmasse dar, aus welcher nur medial das ventrale Ende des Transversus hervorragte. Die Hauptmasse des Intercostalis internus setzte sich ventralwärts in die mediale Lamelle der Rectusanlage fort, die dann am ventralen Ende des ventralen Myotomfortsatzes in die laterale Lamelle umbiegt. Hier nun sind die drei Muskeln durch embryonales Bindegewebe völlig von einander getrennt. Der innerste, der Transversus, ist völlig selbständig geworden. Er besitzt ein freies dorsales und ein freies ventrales Ende. Sein Faserverlauf ist fast dorso-ventral, leicht schräg, im Sinne des Obliquus internus. Die dorso-ventrale Ausdehnung des Muskels ist eine noch sehr geringe. Auch der Obliquus internus hat sich selbständig gemacht. Er besitzt dorso-ventral die gleiche Ausdehnung wie der Transversus. An seinem dorsalen Ende ist er frei, am ventralen Ende ist er dem Intercostalis internus näher angeschlossen. Der letztgenannte Muskel (Intercostalis internus) ist der kräftigste der drei medialen Muskelschichten. Er bildet eine einheitliche Masse. Aber auch hier verläuft nur ein Theil der Muskelfasern über die mediale Fläche der Rippe herab, so dass, eben so wie oben vom Intercostalis externus ausgeführt wurde, auch hier ein Intercostalis internus longus und brevis durch das verschiedene Verhalten der Muskelfasern angedeutet ist, ohne dass diese beiden Portionen indessen schon gesonderte Schichten bildeten. Das ventrale Ende des Intercostalis internus geht auch in diesem Stadium kontinuirlich in die mediale Lamelle der Rectusanlage über.

Die Anlage des Musculus intercostalis internus dorsalis longus (transversus dorsalis) hat sich medialwärts etwas weiter ausgedehnt, erreicht aber die Wirbelsäule noch nicht. Auf Fig. 18 ist er in ganzer Ausdehnung dargestellt.

Wie in der dorsalen Hälfte der ventralen Rumpfmuskulatur in diesem Stadium die einzelnen Schichten der späteren seitlichen Bauchmuskeln schon differenzirt sind, so sehen wir, dass in der ventralen Hälfte dieser Muskelgruppe im Wesentlichen die Anlage des Rectus enthalten ist. Letzterer zeigt aber noch ein sehr indifferentes Verhalten. Zunächst steht er noch mit den seitlichen Bauchmuskelanlagen in charakteristischer Weise in kontinuirlicher Verbin-

dung. Man kann an der Rectusanlage eine laterale (oberflächliche) und eine mediale (tiefe) Schicht unterscheiden. Die oberflächliche laterale Schicht grenzt mit ihrem wulstförmigen dorsalen Rande an das ventrale Ende des Obliquus externus superficialis und bildet hier den sekundären lateralen Muskelwulst, während Obliquus externus profundus und Intercostalis externus ihre Fasern von der medialen Fläche aus in die Fasern der lateralen Rectuslamelle übergehen lassen. Der Bezirk des sekundären lateralen Muskelwulstes bildet von der Stelle, wo der Obliquus externus superficialis in ihn übergeht bis zu dem Punkte, wo der Obliquus externus profundus an seiner medialen Fläche sich mit ihm verbindet, die Anlage des späteren Rectus lateralis der Eidechse. Dieser Muskel stellt bereits in diesem Stadium eine kontinuirliche, nicht segmentirte Lage dar. Der weiter ventral folgende Theil der lateralen Lamelle des Rectus zeigt ein segmentales Verhalten und biegt am ventralen Rande der gesammten Rectusanlage, der zugleich das ventrale Ende des ventralen Myotomfortsatzes darstellt, medial und dorsalwärts in die mediale Rectuslamelle um. Diese ist schwächer ausgebildet als die laterale Rectuslamelle und setzt sich dorsalwärts kontinuirlich in die Fasern des Intercostalis internus fort. Der Obliquus internus und transversus stehen nicht mehr mit der Rectusanlage in Verbindung, ihre ventralen Enden sind frei im embryonalen Bindegewebe gelegen.

Man kann in diesem Stadium somit noch sehr wohl erkennen, welche Muskeln aus der medialen und welche aus der lateralen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes hervorgehen. Eine Vergleichung mit den früheren Stadien ergiebt zunächst, dass alle ventralen Rumpfmuskeln aus den Elementen dieses Myotomfortsatzes hervorgehen, dass ihnen aus dem Cölomepithel der Parietalplatten des Mesoderms kein Zellenmaterial zugeführt wird. Aus der medialen Lamelle bilden sich Intercostalis internus, Obliquus internus und transversus, welch letztere beiden Muskeln die größte Selbständigkeit erreicht haben, während der Intercostalis internus ventralwärts in die Rectusanlage übergeht. Die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes lässt den Obliquus externus superficialis und profundus, sowie den Intercostalis externus hervorgehen. Der Rectus wird von beiden Lamellen gebildet, die am ventralen Ende des Fortsatzes in einander umbiegen. Den größten Theil der Rectusanlage liefert in diesem Stadium die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes. Wie sich aus

diesem noch indifferenten Zustande des Rectus die später unterscheidbaren Portionen ausbilden, werden ältere Stadien zeigen.

Metamerie. In diesem Stadium ist noch auf ein wichtiges Verhalten der ventralen Rumpfmuskeln hinzuweisen: das betrifft ihren metameren Charakter. Derselbe ist schon jetzt nur vorhanden an dem Intercostalis externus und internus, sowie dem medialen Rectus. Die übrigen Muskeln alle, die Obliqui externi superficialis und profundus, sowie Obliquus internus und transversus, und endlich die Anlage des Rectus lateralis stellen kontinuirliche Muskellamellen dar. Sie zeigen also schon jetzt den Zustand, wie er als Befund bei erwachsenen Thieren bekannt ist.

Lacerta-Embryonen, 21 Tage nach der Eiablage. Nehmen wir nun fünf Tage ältere Embryonen von Lacerta vor, welche am 21. Tage nach der Eiablage konservirt wurden, so findet man hier, dass die Rumpfmuskulatur dorsalwärts das Medullarrohr schon so weit überlagert, dass sie sich mit der anderseitigen Muskelmasse in der dorsalen Mittellinie fast berührt. Die ventrale Muskulatur ist aber erst so weit herabgerückt, dass sie sich bloß durch die obere Hälfte der ventralen Rumpfwand erstreckt. Dann hört sie mit freiem Rande auf und die ganze Bauchfläche des Embryo ist von einer muskelfreien Wandung bedeckt (Taf. II Fig. 21). Genau so weit wie die Bauchmuskulatur reicht, ist auch das Integument entwickelt, ventral davon findet sich nur eine zweischichtige, aus ganz platten Zellen bestehende Epidermis, unter welcher noch embryonales Bindegewebe liegt, eine konsolidirte Lederhaut ist hier nicht ausgebildet. Hinsichtlich des Verhaltens der ventralen Rumpfmuskeln ist in zwei Beziehungen eine Weiterbildung nachweisbar. Die gleichen Schichten wie im zuletzt geschilderten Stadium sind erkennbar und bleiben das ja auch späterhin.

Die erst zu erwähnende Weiterbildung zeigt sich im Verhalten des Rectus. Derselbe bildet nun eine mächtige einheitliche Muskelmasse, eine oberflächliche (laterale) und tiefe (mediale) Portion, welche im zuletzt geschilderten Stadium am ventralen Rande in einander umbiegen, bestehen nicht mehr. Der dorsale Rand des Rectus, aus welchem später sein lateraler Rand wird, ist abgerundet und scharf abgegrenzt. Über seine laterale Fläche herab erstreckt sich nun schon der Obliquus externus superficialis eine kurze Strecke weit. Etwa in der Mitte seiner dorso-ventralen Ausdehnung gehen zur medialen Fläche des Rectus der Obliquus externus profundus und der Intercostalis internus, indem ihre Fasern kontinuirlich in die

Rectusfasern übergehen. Die unsegmentirte Anlage des späteren Rectus lateralis geht hier kontinuirlich in die segmentirte Anlage des Rectus medialis über. Aus der Thatsache, dass hier die ganze Rectusmasse einheitlich ist, während man in früheren Stadien eine laterale und mediale Lamelle unterscheiden konnte, ergiebt sich, dass die späteren verschiedenen Portionen des Rectus späte Neusonderungen sind.

Der zweite Punkt, in welchem hier eine Weiterbildung zu erkennen ist, betrifft die Musculi obliquus internus und transversus. Beide sind ventralwärts an der medialen Fläche des Intercostalis internus weit herabgerückt, so dass sie eine stärkere Wachsthumsenergie zeigen als die übrige gesammte ventrale Muskulatur.

Der Ursprung des Obliquus internus von der Innenfläche der Rippe ist auf Fig. 19 zu erkennen. Der Transversus hat diesen Ursprung ebenfalls erreicht. Der Intercostalis internus dorsalis longus (transversus dorsalis) ist zwar weiter medialwärts vorgerückt, erreicht aber noch immer nicht die Wirbelsäule.

Lacerta-Embryonen, 25 Tage nach der Eiablage. Nach weiteren vier Tagen, bei Embryonen, welche am 25. Tage nach der Eiablage konservirt wurden (Fig. 20 und 22), zeigt sich die ventrale Muskulatur weiter herabgerückt, und zwar zeigt eine Vergleichung der Fig. 20 mit Fig. 19, dass dieses Herabrücken wieder zum größten Theil durch Auseinanderrücken des bereits früher gebildeten Muskelmaterials zu Stande gekommen ist. Ich bitte z. B. den Obliquus externus superficialis und profundus oder auch die Rectusanlage zu vergleichen, hier tritt dies aufs deutlichste hervor. Die beiden Figuren sind bei gleicher Vergrößerung dargestellt. Der Obliquus externus superficialis und eben so Obliquus internus und transversus zeigen an ihrem ventralen Ende, dass das angrenzende Bindegewebe durch die Anordnung seiner Zellen offenbar in Beziehung zu diesen Muskeln tritt, etwa derart, dass sie eine Ausbildung von feinen Aponeurosen vorbereiten. Ferner sind die Intercostalmuskeln nun klarer differenzirt. Man kann jetzt Intercostales externi longi und breves und eben so Intercostales interni longi und breves als gesonderte Schichten nachweisen. Die Beziehung dieser Muskeln zu den Rippen ist schon genau so ausgebildet, wie sie vom erwachsenen Zustande bekannt ist. Ein durchaus embryonales Verhalten zeigt noch das Bindegewebe, welches die einzelnen Muskelschichten von einander trennt. Dieses besteht noch aus großen Zellen mit verästelten Fortsätzen und einer homogenen schleimigen Grundsubstanz. Die

Anlage des Rectus ist auch in diesem Stadium eine einheitliche. Sein lateraler, hier noch dorsaler Rand ist scharf abgegrenzt und um ein Weniges vom Obliquus externus superficialis überlagert, wie das auch später besteht. Hier fand sich früher ein kontinuirlicher Zusammenhang der beiden Muskeln, der nun gelöst ist.

Eine Verbindung des Obliquus externus profundus, welche etwa in der Mitte der Breite des Rectus an dessen medialer Fläche besteht, ist auch aus der Entwicklung verständlich, sie ist von vorn herein vorhanden und erhält sich auch später. Auch zu den Intercostalmuskeln bestehen solche Beziehungen des Rectus, die entwicklungsgeschichtlich verständlich werden. Obliquus internus und transversus sind mit ihren ventralen Enden frei, lassen keine Verbindung mit dem Rectus erkennen, eine solche kommt nur dem Intercostalis internus zu. Letzterer bewahrt damit den primitiven Charakter der ersten medialen Muskellamelle des Myotoms und stellt die Grundlage eines Muskelkomplexes dar, als dessen Abspaltungsprodukte wir den Obliquus internus und Transversus auffassen müssen. Der Intercostalis internus dorsalis hat sich medialwärts noch weiter ausgebildet, erreicht aber die Wirbelkörper noch immer nicht.

Lacerta, Embryo 31 Tage nach der Ablage des Eies. Von diesem Stadium zu den bleibenden Verhältnissen ist kein großer Schritt mehr. Wir finden, dass die ventrale Rumpfmuskulatur bei Embryonen, kurz vor dem Ausschlüpfen, 31 Tage nach der Ablage des Eies, bis zur ventralen Mittellinie herabgewachsen ist. Die medialen Ränder der beiden Recti berühren sich fast in dieser Linie. In der seitlichen Bauchwand bestehen sechs völlig gesonderte Muskelschichten: die zwei äußeren (Obliquus externus superficialis und profundus) zeigen den Ursprung in Zacken von den Rippen und stehen mit ihren ventralen Enden in der gleichen Beziehung zum Rectus wie im vorigen Stadium. Sie sind unsegmentirte Muskellagen. Die zwei mittleren Schichten (Intercostalis externus und internus) sind jede wieder in zwei Lagen gesondert, welche aber doch eine nähere Zusammengehörigkeit erkennen lassen. Man kann demnach Intercostalis longus und brevis sowohl externus als internus unterscheiden. Fasst man diese als besondere Schichten auf, so vermehrt sich die Zahl der seitlichen Bauchmuskelschichten um zwei, es bestehen dann statt sechs deren acht. Die Beziehung der Intercostalmuskeln an ihrem ventralen Ende zum Rectus ist genau so wie in den früheren Stadien. Die zwei inneren Schichten (Obliquus internus und transversus), an den Rippen entspringend, gehen

ventralwärts in zarte Aponeurosen über, welche frei über die innere Fläche des Rectus bis zur ventralen Mittellinie verlaufen. Auch sie sind unsegmentirt. Der Rectus stellt einen einheitlichen Muskel dar, an welchem man wohl einen lateralen unsegmentirten und einen medialen segmentirten Theil unterscheiden kann. Der laterale Theil geht ausschließlich aus der lateralen Muskellamelle des Myotoms hervor, während der mediale Theil nur in einer dünnen oberflächlichen Muskellage von dieser Lamelle stammt, seine mächtigste Portion bildet die Muskelfasermasse, welche am Umschlagsrand der lateralen in die mediale Muskellamelle des Myotoms besteht und die daran sich anschließende dicke Muskellage, welche aus der medialen Muskellamelle des Myomers hervorgegangen, etwa in der Mitte der ganzen Breite des Rectus endigt. Es entspricht dies der Stelle, wo der primitive Zusammenhang mit den Intercostalmuskeln besteht. Gerade lateral davon ist der Punkt, wo auch der Obliquus externus profundus mit dem Rectus zusammenhängt. Die oberflächlichsten Fasern des Rectus, und zwar besonders diejenigen der medialen Portion, sind in reger Vermehrung. Hier bestehen reichliche Mengen feiner Faseranlagen, welche nur einen peripheren Mantel kontraktiler Fibrillen besitzen. Die tiefer gelegenen Rectusfasern sind schon stärker ausgebildete Fasern, welche ganz mit kontraktilen Fibrillen erfüllt sind. Es bereitet sich nun hier in so fern der spätere Rectus superficialis vor, als die oberflächlichen sich reichlich vermehrenden Fasern der Lederhaut dicht angeschlossen, mit derselben in innige Beziehung treten.

Der Musculus pyramidalis zeigt schon die Verhältnisse wie beim erwachsenen Thier. Es ergiebt sich, wie aus den früheren Stadien hervorgeht, als ein Differenzirungsprodukt des Rectus aus der ersten Anlage. Er kommt in den drei vor dem Beckengürtel gelegenen Myotomen zur Ausbildung und steht nach vorn noch mit dem Rectus medialis profundus in Verbindung.

Der Intercostalis internus dorsalis ist nun auch bis zur Wirbelsäule vorgedrungen und besteht in der Ausdehnung, welche ihm auch später zukommt.

Zusammenfassung der Befunde.

Die ventrale Rumpfmuskulatur der Eidechse entwickelt sich aus dem ventralen Theile des Urwirbels und dessen ventralem Myotomfortsatze. Bei Eidechsen, welche gerade abgelegten Eiern entnommen

sind, haben die Urwirbel der vorderen Rumpfhälfte das Sklerotom bereits abgestoßen und es ist von der dorsalen Kante des Urwirbels eine mediale Lamelle herabgerückt, welche sich an der ventralen Kante mit der lateralen Urwirbellamelle vereinigt. Nur in der hinteren Hälfte des Urwirbels bleibt eine noch lange nachweisbare Spalte zwischen der medialen und lateralen Lamelle des Urwirbels nahe der ventralen Kante bestehen, wo noch weiterhin Bindegewebszellen abgegeben werden. In diesem Stadium ist der Urwirbel zum Myotom geworden, dessen beide Lamellen sich in den folgenden Tagen verschieden differenziren. Die Differenzirung tritt an den vorderen unmittelbar hinter dem Gehörbläschen gelegenen Myotomen zuerst auf und schreitet gleichmäßig nach hinten zu fort. Man hat mit Recht die mediale Lamelle als Muskelblatt, die laterale als Coriumblatt bezeichnet. Die Zellen der medialen Lamelle bilden sich zu Anlagen quergestreifter Muskelfasern aus, die Zellen der lateralen Lamelle, welche zuerst eine gleichmäßige Cylinderzellenschicht bilden, beginnen genau in der Mitte zwischen dorsaler und ventraler Myotomkante sich reichlich zu vermehren und treten als Zellen mit verästelten Fortsätzen aus dem Epithelverband aus. Dies spielt sich an den Embryonen ab in den ersten fünf Tagen nach der Ablage der Eier (Figg. 1—11). Am fünften Tage hat sich die Coriumlamelle an den Myotomen sämmtlicher Rumpfsegmente zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst. In der Mitte zwischen dorsaler und ventraler Myotomkante beginnend, löst die Coriumlamelle dorsalwärts sich bis zur dorsalen Kante auf, ventralwärts bestehen andere Verhältnisse. Die ventrale Kante jedes Urwirbels bildet einen ventralen Myotomfortsatz, welcher eine laterale und eine mediale Lamelle unterscheiden lässt. Die laterale Lamelle dieses Fortsatzes löst sich niemals zu embryonalem Bindegewebe auf, sondern ist bis zum neunten Tage als einschichtige geschlossene Cylinderepithellage nachweisbar. Das aus der Coriumlamelle des Myotoms sich bildende Bindegewebe bildet zuerst einen in sich abgeschlossenen Gewebskomplex, der erst am vierten bis fünften Tage nach der Eiablage sich dorsal über die dorsale Kante mit den dorthin gelangenden Bindegewebszellen, aus dem Sklerotom stammend, verbindet. Zu etwa gleicher Zeit vereinigen sich die dem Coriumblatt des Myotoms entstammenden Bindegewebszellen ventralwärts mit den aus der Somatopleura stammenden gleichwerthigen Elementen. Da der ventrale Myotomfortsatz in die Masse der letztgenannten Elemente hineinwächst, sind viele solche der Somatopleura entstammende Binde-

gewebszellen lateral von dem ventralen Myotomfortsatz angeordnet. Während diese Ausbildungen sich an der lateralen Lamelle des Myotoms vollziehen, hat sich die mediale Lamelle zu Muskelfaseranlagen weiter entwickelt. Die Differenzirung beginnt an den vordersten Rumpfsegmenten schon bei Embryonen in Uteruseiern, zwei bis drei Tage vor der Ablage. Einen Tag nach der Ablage des Eies fixirte Embryonen zeigen, dass im mittleren Bezirk (zwischen dorsaler und ventraler Myotomkante) schon zwei Lagen von Muskelfaseranlagen am Muskelblatt des Myotoms ausgebildet sind (Fig. 3). Am zweiten Tage haben sich die Lagen auf drei vermehrt und die Ausbildung ist dorsal und ventral weiter fortgeschritten (Fig. 4). Am dritten Tage nach der Ablage beginnen in die weiter vermehrte Masse der Muskelfaseranlagen von der medialen Fläche her Bindegewebszellen einzurücken, welche die Abgrenzung von Muskelbandbezirken vorbereiten (Fig. 6). Am vierten Tage beginnen auch die Elemente des ventralen Myotomfortsatzes und zwar zunächst diejenigen von dessen medialer Lamelle zu Muskelfaseranlagen sich auszubilden (Fig. 8).

Dies schreitet bis zum siebenten Tage so weit fort, dass in diesem Stadium die mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes bis zur ventralen Kante aus Muskelfaseranlagen in einfacher und theilweise doppelter Lage besteht. Die Fasern haben schon quergestreifte Fibrillen differenzirt. Die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes besteht jetzt noch aus einschichtigem indifferentem Cylinderepithel. Durch die Vergleichung mit den gleich alten Stadien von Fischen und Amphibien erhält dieser Zustand eine große Bedeutung. Bis zu diesem Stadium ist erstens eine Sonderung der Rumpfmuskulatur in eine getrennte dorsale und ventrale Hälfte nicht erfolgt, und zweitens besteht noch keine aus verschiedenen Schichten zusammengesetzte ventrale Muskulatur.

Es beginnt aber nun am siebenten Tage die Ausbildung einer lateralen Muskellamelle. Diese entsteht von der dorsalen und ventralen Kante des Myotoms aus, in verschiedener Weise.

Von der dorsalen Kante aus wächst eine Zellenlamelle, deren Elemente kontraktile Fibrillen ausbilden, gleichmäßig ventralwärts herab (Fig. 13 und 14), wie sich das am sechsten Tage schon vorbereitet zeigt (Fig. 12). An der ventralen Kante besteht die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes noch aus indifferentem einschichtigem Cylinderepithel. Dies letztere geht aber dorsalwärts in einen wulstförmigen Zellenkomplex über, dessen Elemente auch bereits zu Fibrillen enthaltenden Muskelfaseranlagen differenzirt sind

(Fig. 13 und 15 *ml*). Dieser Faserkomplex hört dorsalwärts mit freiem Rande auf. Ich bezeichne diesen zuerst bestehenden Theil der lateralen Muskellamelle als den primären lateralen Muskelwulst.

Bis zum 12. Tage vollziehen sich nun Weiterbildungen, welche im Wesentlichen darin bestehen, dass in der dorsalen Hälfte der Rumpfmuskulatur die laterale Muskellamelle bedeutend an Dicke zunimmt und mit den Fasern der medialen Lamelle so innig verschmilzt, dass eine scharfe Grenze zwischen beiden Schichten nicht mehr zu erkennen ist. An der ventralen Hälfte der Rumpfmuskulatur erkennt man, dass die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes ebenfalls zu einer dicken Schicht aus mehreren Lagen bestehender Muskelfaseranlagen sich umgebildet hat. Der oben vom Stadium des siebenten Tages geschilderte Befund, derart, dass die laterale Muskellamelle dorsalwärts in einen dicken aus zahlreichen Muskelfasern gebildeten Wulst sich fortsetzt, der mit freiem Rande endigt (primärer lateraler Muskelwulst, Fig. 15 *ml*), hat sich am neunten und zehnten Tage so verändert, dass der freie Rand sich mit der lateralen Lamelle der dorsalen Muskelmasse verbunden hat. Diese Verbindung ist aber nur eine vorübergehende.

In derselben Zeit bis zum 12. Tage vollzieht sich die Differenzirung der knorpeligen Rippen. Sie bilden sich in die intermuskularen Bindegewebssepten hinein. Ihre Ausbildung schreitet von der Wirbelsäule lateral- und ventralwärts fort. Sie treten mit der Rumpfmuskulatur bereits am achten und neunten Tag in Beziehung. Es ist naturgemäß die mediale, aus dem Muskelblatt des Myotoms hervorgegangene Muskellamelle in ihrer ventralen Hälfte und die mediale Muskellamelle des ventralen Myotomfortsatzes, deren Fasern zuerst Ansatz an der Rippenanlage nehmen. Auf Fig. 17 ist auf der rechten Seite der Abbildung dargestellt, wie weit ventralwärts die Rippenanlage in die ventrale Muskulatur herabreicht.

Nun beginnt die Differenzirung der Schichten der seitlichen Bauchmuskeln, also zu einer Zeit, wo die Rippenanlage schon in die Muskelanlage eingerückt ist. Dazu ist noch zu bemerken, dass die seitlichen Bauchmuskeln (man vergleiche hierzu wieder Fig. 16) in dem Bereich des ventralen Drittels der knorpeligen Rippenanlage zur ersten Ausbildung kommen. Ventral vom Rippenrande liegt neben wenigen noch indifferenten Elementen der Muskulatur im Wesentlichen die Anlage des Rectus.

In diesem Stadium, bei 12 Tage alten Embryonen (vergl. Fig. 17),

kann man die Herkunft der einzelnen Bauchmuskeln aus den verschiedenen Theilen des Myotoms am klarsten erkennen. Zunächst ist als Thatsache festzuhalten, dass die gesammte ventrale Rumpfmuskulatur vom Myotom herstammt, dass die Parietalplatten kein Material zu ihrem Aufbau liefern. Die embryonalen Bindegewebszellen, die durch Ablösung aus den Parietalplatten entstehen und zwischen welche der ventrale Myotomfortsatz herabwächst, legen sich sowohl der medialen, wie der lateralen Lamelle dieses Fortsatzes an. Ich achtete genau darauf, ob aus ihnen nicht bestimmte Bauchmuskeln, etwa der Obliquus externus superficialis oder der transversus gebildet werden. Allein das ist vollkommen auszuschließen. Wenn man die verschiedenen Stadien vergleicht, so erkennt man zuerst, dass die Anlage der gesammten Muskulatur eine einheitliche scharf abgrenzbare Masse bildet, in welche keine an der Oberfläche angelagerten Theile übergehen. Man sieht ferner aufs deutlichste, wie die abgeschlossene einheitliche Masse sich in die verschiedenen Schichten sondert. Dabei rücken die zeitweise dicht zusammengelagerten Bindegewebszellen aus einander, behalten aber stets diesen ihren bindegewebigen Charakter.

Die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur besteht zuerst ausschließlich aus einer Lamelle, welche die ventrale Hälfte des Muskelblattes vom Myotom und die mediale Lamelle von dessen ventralem Myotomfortsatz bildet. Sekundär entwickelt sich eine laterale Muskellamelle, aus den Elementen der lateralen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes. Diese bilden den primären Muskelwulst, der oben genauer beschrieben ist. In der medialen und lateralen Muskellamelle sind nun die Anlagen der sämmtlichen ventralen Rumpfmuskeln enthalten.

Aus der medialen Lamelle, deren Grundstock zum Intercostalis internus wird, spaltet sich medialwärts der Obliquus internus und transversus ab, vom medialen Winkel des Myotoms geht ferner die Bildung des Intercostalis internus dorsalis longus aus, der somit ebenfalls der medialen Muskellamelle entstammt.

Die laterale Muskellamelle des ventralen Rumpfmuskelbezirks lässt wieder eine dorsale und ventrale Portion unterscheiden. Die dorsale Portion ist der primäre Muskelwulst, die ventrale ist die laterale Lamelle des schmächtigeren ventralen Myotomfortsatzes. Aus dem primären Muskelwulst entwickeln sich der Obliquus ext. superficialis und profundus sowie der Intercostalis

externus. Ferner hebt sich ventral von den Anlagen dieser Muskeln eine neue Myoblastenmasse ab, die ebenfalls noch aus Theilen des primären Muskelwulstes hervorgeht und die ich als sekundären Muskelwulst bezeichnet habe. Dieser geht sich verjüngend in die ventrale Portion der lateralen Muskellamelle über. Der sekundäre Muskelwulst mit dem ventralen Theil der lateralen Muskellamelle stellt mit den am meisten ventral gelegenen Fasern der medialen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes die Anlage des Rectus dar.

In der dorsalen Grenze des sekundären Muskelwulstes ist der spätere laterale Rand des Rectus vorgebildet. Letzterer bildet sich demnach sowohl aus Elementen der medialen, als auch der lateralen Muskellamelle und begreift in sich die ventrale Kante des Myotomfortsatzes. Es ist hier noch darauf hinzuweisen, dass der Intercostalis internus dorsalis longus (subvertebralis, transversus dorsalis) nun auch deutlich hervortritt. Er entsteht zuerst von dem als mediale Kante des Myotoms bezeichneten Punkte aus und entwickelt sich von hier aus medialwärts gegen die Wirbelsäule fortschreitend weiter.

Die Differenzirung der Muskelschichten erfolgt an der medialen und lateralen Muskellamelle in verschiedener Weise. Die mediale Lamelle besteht sehr frühzeitig schon aus fibrillenhaltigen Faseranlagen (vom fünften bis zehnten Tage). Am neunten und zehnten Tage beginnen die dem medialen Rande zunächst gelegenen Fasern sich zu vermehren und hier entsteht eine kompakte Zellenmasse, welche die einheitliche Anlage des Obliquus internus und transversus darstellt. Dieselbe hängt mit ihrem Mutterboden, der medialen Muskellamelle, kontinuirlich zusammen, besteht aber nur an der dorsalen Hälfte des ventralen Myotomfortsatzes. Die genannte Anlage der inneren Bauchmuskeln setzt sich auch kontinuirlich in die Wucherungsstelle der medialen Myotomkante, der Anlage des Intercostalis intern. dors. long. fort. Hier besteht also zu Anfang eine Muskelfaserschicht. Dieselbe bildet an gewissen Stellen Wucherungspunkte, deren Produkte, zunächst indifferente Myoblastenzellen, eine einheitliche Masse bilden. Durch Differenzirung kontraktiler Fibrillen werden dieselben zu Muskelfasern und ein einfacher Zerklüftungsprocess lässt die Masse in Schichten sich sondern (transversus und Obliquus internus). Diese lösen sich auch vom Grundstock der medialen Muskellamelle ab, die zum Intercostalis intern. und zu gewissen Theilen des Rectus wird. Das Material, welches die Anlage des Intercostalis dors. long. bildet, sprosst vom medialen Myotomwinkel aus und wächst medialwärts weiter.

Während so an der medialen Muskellamelle nicht eine einheitliche Bildung deren gesammter Produkte sich abspielt, sehen wir, dass letzteres bei den Derivaten der lateralen Muskellamelle der Fall ist. Hier bildet der primäre laterale Muskelwulst aus gleichartig differenzirten Myoblasten den Ausgangspunkt. Dieser Wulst wird einfach in die verschiedenen Schichten zerklüftet, so dass alle Anlagen gleichzeitig und gleichartig zur Ausbildung kommen. Der Rectus zeigt noch das indifferenteste Verhalten.

Die weitere Ausbildung der ventralen Muskulatur besteht nun in allmählich weiterschreitendem ventralwärts gerichtetem Herabwachsen des gesammten Komplexes. Zugleich damit findet die zum definitiven Zustande führende Zerklüftung der Schichten statt. Dieselbe erfolgt unter gleichzeitigem Eindringen von Bindegewebszellen zwischen die Schichten. Das Letztere vollzieht sich bis zum 16. Tage, während die ventrale Mittellinie von den herabwachsenden Muskeln erst am 30. Tage nach der Ablage des Eies erreicht wird. Um dieselbe Zeit hat auch der Musc. intercostal. internus dorsal. longus die Wirbelsäule erreicht. Alle diese Vorgänge sind auf den Figg. 17 bis 25 dargestellt.

Die Sonderung der Rectusanlage in laterale und mediale Portion, so wie in oberflächliche und tiefe Theile, tritt erst späterhin an der einheitlichen Anlage auf. Die einzige vorgebildete Sonderung, die entwicklungsgeschichtlich begründet ist, besteht in der Verschiedenheit der medialen und lateralen Portion. Die laterale geht als einheitliche Lage aus der lateralen Muskellamelle, speciell dem sekundären lateralen Muskelwulst hervor, die mediale Portion ist zusammengesetzt aus dem ventralen Ende der lateralen Muskellamelle, der ventralen Muskelkante und dem ventralen Ende der medialen Muskellamelle. Dies ergiebt sich aus einer Vergleichung der Fig. 23 (*R*) mit Fig. 17 (*r—pv*). Der Musc. triangularis (pyramidalis) ist in seiner Anlage schon bei acht Tage alten Embryonen nachweisbar. Es zeigt bei diesen in den drei vor den hinteren Extremitätenstummeln gelegenen Segmenten die ventrale Myotomkante besondere Verhältnisse: das hier medialwärts eingebogene ventrale Ende stellt einen dicken Wulst von Muskelfaseranlagen dar. Dieser dicke mediale Wulst ist die Anlage des Musc. pyramidalis. Bei 12 Tage alten Embryonen ist er schärfer abgegrenzt und bei 31 Tage alten Thieren ist er schon wie beim Erwachsenen eine dreieckige Muskelplatte. Weiter nach vorn geht dieser Wulst in die einheitliche Rectusmasse über. Daraus ergiebt sich, dass der Musc. pyramidalis in den betreffenden

Myotomen aus Theilen sich entwickelt, welche an vorderen Myotomen der Rectusanlage zugehören und man muss jenen Muskel als ein Differenzirungsprodukt des Rectus betrachten.

Mit der Ausbildung, resp. dem Herabwachsen der ventralen Rumpfmuskulatur erfolgt zugleich die Bildung der gesammten ventralen Rumpfwand. Die primitive embryonale Bauchwand wird dabei nicht verwandt, sie schrumpft zusammen. Mit der Muskulatur wächst auch die Epidermis, das Corium und die Somatopleura ventralwärts aus (vgl. Figg. 16 und 21—23).

In den lateralen Muskelwülsten sammelt sich Myoblastenmaterial an. Es wird hier ausgebildet und häuft sich als noch indifferente Gewebsmasse an. In dem Maße, wie die bleibende Leibeswand ventralwärts sich ausbildet, differenzirt sich auch diese indifferente Myoblastenmasse und es verstreicht, unter Herabrücken des ganzen Myotomfortsatzes, zuerst der primäre Muskelwulst, wobei die Muskeln der seitlichen Bauchwand sich differenziren und dann verstreicht auch der sekundäre Muskelwulst in dem Maße, wie der Rectus sich bis zur ventralen Mittellinie ausdehnt.

Vergleichung mit den Befunden bei Fischen und Amphibien.

Die erste Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur spielt sich bei Reptilien in der gleichen Weise ab, wie es von Selachiern, Ganoiden und Teleostiern, sowie von urodelen und anuren Amphibien bekannt geworden ist. Ich beziehe mich dabei auf die Angaben Kollmann's, Kästner's, Rabl's und von mir selbst. Es ist überall die mediale Lamelle des Myotoms, welche zuerst Muskelfasern ausbildet und gleichzeitig damit löst sich die laterale Lamelle zu Bindegewebe auf. Es wächst dann von der ventralen Myotomkante der ventrale Myotomfortsatz aus. Auch an diesem bildet sich zuerst die mediale Lamelle zu quergestreiften Muskelfasern aus. Bei sämmtlichen Formen zeigen die ersten Muskelfasern dieses ventralen Myotomfortsatzes einen mehr oder weniger schrägen Verlauf im Sinne des Musc. obliquus internus der Säugethiere und des Menschen. Bei Selachiern bleibt dieser der einzige seitliche Bauchmuskel, der gegen sein ventrales Ende zu in gerade verlaufende Fasern übergeht. Diese bilden einen lateral nicht scharf abgegrenzten Rectus. Bei Ganoiden (Acipenser ruthenus), Teleostiern und Amphibien entsteht sekundär eine laterale Muskelschicht, welche aber geringere Mächtigkeit besitzt, als die mediale. Die Entwicklung dieser lateralen Muskel-

lamelle wird verschieden beschrieben. Nach KOLLMANN und KÄSTNER entwickelt sie sich aus der lateralen Lamelle des Myotoms, ich habe sie geschildert, speciell bei Amphibien, und finde es nun bei Reptilien eben so, als ausgehend von der dorsalen und ventralen Myotomkante, von da ventral- resp. dorsalwärts fortschreitend. Jedenfalls ist als Thatsache festzuhalten, dass die laterale Lamelle des Myotoms sehr frühzeitig zu verästelten embryonalen Bindegewebszellen sich auflöst; das ist von allen Beobachtern erkannt worden. Wenn man nun die später auftretende laterale Muskellamelle von der früher bestehenden lateralen Myotomlamelle ableitet (KOLLMANN, KÄSTNER), so muss man annehmen, dass bei der Auflösung der lateralen Myotomlamelle nicht alle Zellen zu Bindegewebszellen werden, sondern gewisse Elemente zunächst indifferent bleiben, um später zu Muskelfasern zu werden. Das ist mit Sicherheit nicht nachgewiesen. Dagegen ist leicht erkennbar, dass die dorsale und ventrale Myotomkante noch lange Zeit nach Auflösung der lateralen Myotomlamelle als Vegetationspunkte bestehen und durch fortwährende Theilung der Zellen indifferentes Zellenmaterial liefern, welches zur Bildung der lateralen Muskellamelle dient. Meine Abbildungen von Amphibien und Reptilien weisen die Richtigkeit meiner Auffassung hinreichend nach.

Bei Ganoiden, Teleostiern, urodelen Amphibien und Reptilien besteht demnach eine laterale Muskellamelle in einem bestimmten Entwicklungsstadium. Bei Ganoiden und Teleostiern bleibt diese Schicht stets von der medialen Hauptmuskelmasse durch eine Fascie getrennt. Sie ist auch aus anders gebauten Muskelfasern zusammengesetzt. In der dorsalen Muskelhälfte verlaufen die Fasern gerade, in der ventralen Hälfte nehmen sie eine schräge Verlaufsrichtung an, im Sinne des Obliquus externus der Säugethiere und des Menschen. Gegen das ventrale Ende des ventralen Myotomfortsatzes zu wird die Verlaufsrichtung der Fasern eine gerade und an dem erwähnten Ende biegen sie in die mediale Muskelschicht kontinuirlich um. In diesem Stadium haben wir die primäre ventrale Rumpfmuskulatur auf der Höhe ihrer Ausbildung vor uns. Sie steht dorsalwärts kontinuirlich mit der dorsalen Rumpfmuskulatur in Zusammenhang und zwar in der Seitenlinie. Auch im Bereich der dorsalen Muskulatur sind während der Dauer dieses Zustandes die mächtigere mediale von der schwächeren lateralen Muskellamelle, trotz des gleichartigen geraden Faserverlaufes scharf gesondert. Bei Teleostiern bleibt dies zeitlebens bestehen. Bei Amphibien und Reptilien verschwindet in

der dorsalen Muskulatur frühzeitig diese Grenze. Dieser Zustand stellt aber nicht den einfachsten Befund der Seitenrumpfmuskulatur der Wirbelthiere überhaupt dar. Wir finden bei Amphioxus (Hatschek) und Petromyzonten nur eine einzige Muskellamelle, die in der dorsalen Rumpfhälfte von großer Dicke, ventralwärts schmächtig wird. Diese Muskulatur ist der medialen Lamelle der primären Rumpfmuskulatur der höheren Wirbelthiere homolog. Sie wird nicht wie bei diesen aus Muskelfasern, sondern aus Muskelbändern gebildet. Wir haben also nicht nur in der Gesammtausbildung, sondern auch in der histologischen Differenzirung der Muskelelemente bei diesen niedersten Wirbelthierformen primitivere Zustände vor uns (8).

Bei Myxinoiden findet eine Zerlegung der Muskelbänder in drehrunde Fasern statt, welche in ihrer Anordnung aber noch die Bandbezirke erkennen lassen. In der ventralen Rumpfmuskulatur treten aber schon Schichten auf, welche für diese Wirbelthiergruppe allein Bedeutung haben, sie sind weder mit den primären, noch mit den sekundären Schichtungen höherer Wirbelthiere vergleichbar. Vielleicht stellen sich nach unserer Kenntnis der Entwicklungsvorgänge Übereinstimmungen mit anuren Amphibien heraus; doch dürften diese lediglich den Werth von Analogien haben.

In der Gruppe der Amphibien zeigen Urodelen und Anuren ein ungleiches Verhalten. Die Urodelen besitzen in frühesten Larvenzuständen die primäre ventrale Rumpfmuskulatur in ganz typischer Weise. Bei Anuren ist sie nur unvollkommen ausgebildet. Das findet seine Erklärung in der mächtigen Ausbildung des Darmrohrs und die dadurch bedingte Auftreibung des Abdomens, mit welcher die Ausbildung der Muskulatur der Bauchwand nicht gleichen Schritt hält. Zur Zeit, wo die Bauchmuskulatur sich kräftiger ausbildet, ist die Metamorphose nahe und in Folge der veränderten äußeren Bedingungen, welche das Leben auf dem Lande mit sich bringt, entwickelt sich sofort eine sekundäre Muskelgruppe, die mit der gleichbenannten Gruppe der Urodelen an der Bauchseite übereinstimmt (vgl. Maurer, Die ventrale Rumpfmuskulatur der Anuren (7), wo diese Verhältnisse genauer dargelegt sind).

Ich habe früher die Befunde bei Urodelen mit den Zuständen bei Ganoiden und Teleostiern verglichen und für homolog erklärt. Das war durch zwei Thatsachen begründet: 1) besitzen die letztgenannten Formen die komplicirtesten Verhältnisse der ventralen Rumpfmuskulatur bei Fischen überhaupt (von den einfacheren Verhältnissen der Selachier sind die komplicirteren Zustände der Ga-

noiden und Teleostier leicht ableitbar); 2) stimmt die ventrale Rumpfmuskulatur junger Urodelenlarven im Wesentlichen mit der bleibenden Muskulatur der zuletzt genannten Fischformen überein.

Was bei Fischen bleibender Zustand ist, wird aber bei Urodelen zum Ausgangspunkt weiterer Bildungsvorgänge. Diese letzteren vollziehen sich im Anschluss an eine durchaus veränderte Lebensweise, die in dem Übergang vom Leben im Wasser zum Leben auf dem Lande besteht. In Folge dessen wurde die bei Fischen ausgebildete Muskulatur als eine durch die Bedürfnisse des Wasserlebens verursachte und ausgebildete, die bei Urodelen nach der Metamorphose bestehende, als durch Anpassung an das Leben auf dem Lande erworbene Muskulatur beurtheilt.

Ich betone nochmals besonders, dass diese Auffassung durch die Thatsache begründet ist, dass der letztere Zustand aus dem Befunde bei Larven sich herausbildet mit dem Übergang des Wasserlebens zum Leben auf dem Lande. Dem ist noch Folgendes zuzufügen: bei Tritonen und Salamandern erleidet die primäre Muskulatur eine weitgehende Rückbildung, während die sekundäre Muskulatur eine mächtige Ausbildung erfährt. Bei den Perennibranchiaten, die das Wasserleben stets beibehalten, behält dagegen die primäre Muskulatur eine mächtige Ausbildung, die sekundäre Muskelgruppe ist zeitlebens nur sehr schmächtig vorhanden, aber sie wird doch gebildet. Dass bei diesen Formen die sekundäre Muskelgruppe überhaupt zur Anlage kommt, wird durch die auch durch Anderes begründete Annahme verständlich, dass das bleibende Wasserleben der Perennibranchiaten ein sekundär erworbener Zustand ist und somit sehr wohl Organe, die eigentlich nur für das Landleben Bedeutung haben, zur Anlage kommen können. Unter die gleiche Rubrik fällt z. B. die Ausbildung von Lungen bei den meisten dieser Formen.

Wenn wir nun sehen, dass die ventrale Rumpfmuskulatur bei Fischen in gleicher Weise wie bei Urodelenlarven besteht, bei letzteren aber mit dem Übergang zum Landleben durch andere Muskeln verdrängt wird, so hat man zu bedenken, dass die sekundären Muskeln der Urodelen ihr Bildungsmaterial doch ausschließlich aus den Elementen der primären Muskeln beziehen.

Es entsteht nun die Frage, die ich auch schon früher aufgestellt habe: Kommt bei amnioten Wirbelthieren, welche gar kein Wasserleben mehr führen, die primitive ventrale Rumpfmuskulatur in gleicher Form wie bei Fischen und Urodelen zur Anlage, oder bilden sich bei diesen von vorn herein die sekundären Muskeln aus, die wir bei

Urodelen als die für das Leben auf dem Lande erforderlichen Muskeln kennen gelernt haben? Ist mit anderen Worten die bei Urodelen bereits zu einem hohen Grade gediehene Rückbildung der primären Muskeln weiter gegangen, so dass diese Muskelgruppe bei Amnioten überhaupt nicht mehr zur Anlage kommt?

Diese Frage ist nach den obigen Schilderungen für die Reptilien dahin zu beantworten, dass die primären ventralen Rumpfmuskeln bei der Eidechse in ganz gleicher Weise zur Anlage kommen, wie bei Urodelen, Amphibien und Teleostiern. Sie stellen auch hier wie bei Urodelen den Mutterboden für die Ausbildung komplicirterer sekundärer Muskeln dar.

Bei Urodelen sehen wir die primären Muskeln während der ganzen Larvenperiode die wesentliche Rolle spielen, die sekundären Muskeln erfahren erst nach der Metamorphose eine stärkere Ausbildung. Dabei bilden sich die primären Muskeln in verschiedenem Maße zurück. Bei Salamandra erreicht diese Rückbildung einen höheren Grad als bei Triton. Dies beweist, dass nicht allein die schwache Ausbildung, oder in Vergleichung mit Stegocephalen, die Rückbildung der Rippen die Ursache des Schwundes der primären Muskeln ist, denn die Rippen sind bei Triton nicht mächtiger als bei Salamandra und doch sind bei jenen mehr Theile der primären Muskulatur erhalten, als bei diesen. Der Grund ist offenbar in der veränderten Lebensweise zu suchen. Von Salamandra ist das Wasserleben viel vollkommener aufgegeben, als von Triton. Die letzteren verleben zur Brunstzeit auch nach der Metamorphose jedes Jahr mehrere Wochen im Wasser, während Salamandra das nicht thut. Wie in Folge dieser Lebensweise sich der Apparat der Hautsinnesorgane bei Tritonen erhalten hat, der bei Salamandra völlig rückgebildet wurde, so wird auch die Erhaltung größerer Theile der primären Muskulatur bei Tritonen aus der Lebensweise allein verständlich.

Bei Reptilien liegen nun die Verhältnisse ganz anders. Hier fehlt ein Wasserleben völlig und doch ist die erste Anlage der Muskulatur genau wie bei Urodelen beschaffen. Besonders sehen wir, dass der erste ventrale Rumpfmuskel gerade wie bei Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Amphibien aus der medialen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes besteht und einen primären Obliquus internus trunci darstellt. Die sich später bildende laterale Muskellamelle stellt sehr frühzeitig die Anlage eines größeren Komplexes

ventraler Rumpfmuskeln dar, wie dies oben geschildert wurde. Die primäre Muskulatur erfährt hier keine Rückbildung, sondern sie bleibt nach Abspaltung sekundärer Muskeln noch selbst in Form sehr wichtiger Muskeln bestehen. Die Ursache ihrer Erhaltung und Weiterbildung in bestimmtem Sinne ist offenbar die stärkere Ausbildung der Rippen, welche im Dienste der Athmung und Lokomotion eine sehr bedeutsame Rolle spielen. Ich habe oben genauer geschildert, wie die Intercostalmuskeln sowie der Obliquus internus und externus profundus direkt aus der primären Muskulatur hervorgehen. Mit dieser Thatsache verliert aber die Auffassung, dass wir in der primären ventralen Rumpfmuskulatur der Urodelen, wie bei Fischen eine dem Wasserleben angepasste Muskulatur vor uns haben, welche mit dem Übergang zum Landleben eine Rückbildung erfährt, nicht ihre Berechtigung. Diese Auffassung wird durch die bei Reptilien gewonnenen Befunde vielmehr ergänzt und weitergeführt.

Bei Reptilien besteht embryonal das gleiche Bildungsmaterial der ventralen Rumpfmuskulatur wie bei Fischen und Amphibien im ventralen Myotomfortsatz. Bei Fischen bildet sich: bei Selachiern ein Obliquus internus und Rectus aus, bei Teleostiern kommt außerdem ein Obliquus externus dazu. Bei Urodelen kommt diese Muskulatur auch zur Ausbildung, es bildet sich aber aus ihr eine sekundäre Muskelgruppe: der Transversus und Obliquus externus superficialis, sowie ein sekundärer Rectus aus. Zugleich damit erleidet die primäre Muskulatur eine Reduktion. Dies ging Hand in Hand mit dem Übergang vom Wasser- zum Landleben, und die Aus- und Rückbildung vollzog sich in einer länger dauernden Periode. Bei Reptilien, die ausschließlich Landthiere sind, bildet sich eine erste Anlage der Muskulatur aus, welche der Anlage der primären Muskulatur der Urodelen vergleichbar ist. Aus dieser Anlage geht aber nicht ein fertiger Zustand hervor, der der fertig gebildeten primären Urodelenmuskulatur vergleichbar ist; eine solche ist nur beim Leben im Wasser leistungsfähig. Wir sehen vielmehr, dass nach Abspaltung einer der sekundären Urodelenmuskulatur homologen Muskelgruppe der Rest nicht wie bei Urodelen eine Reduktion erfährt, sondern im Anschluss an die mächtige Ausbildung der Rippen eine Weiterentwicklung erfährt, welche durchaus verschieden ist von den fertig gebildeten primären Muskeln der Urodelen. So ist also das ganze Bildungsmaterial der ventralen Rumpfmuskulatur der Urodelen, sowohl die primären,

wie die sekundären Muskeln umfassend, bei Reptilien vorhanden. Während aber die Muskeln der sekundären Gruppe der Urodelen den gleichbenannten Muskeln der Reptilien direkt homolog sind, zeigen die den primären Muskelresten der Urodelen (nach der Metamorphose) entsprechenden Muskeln eine specielle Weiterbildung, die nur eine allgemeine Homologisirung gestattet. Die Reptilien besitzen in Anpassung an das ausschließliche Landleben eine viel weiter differenzirte und reichlicher geschichtete ventrale Rumpfmuskulatur, als die Urodelen. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass sie aus dem gleichen Bildungsmaterial sich ausbildet, wie diejenige der letztgenannten Formen.

Der Rectus der Reptilien ist embryonal ein einheitlicher Muskel, welcher das gesammte Material des primären und sekundären Urodelenrectus in sich schließt. Dass der sekundäre Rectus der Urodelen sich von dem primären Rectus abspaltet und wie dies geschieht, habe ich in einer früheren Arbeit geschildert. Die genetische Zusammengehörigkeit beider Recti ergiebt sich am klarsten aus dem Befund bei Siren oder Proteus, wo sie noch eine einheitliche Masse bilden. Bei dieser Perennibranchiatenform ist demnach ein Zustand geboten, welcher dem embryonalen Befund bei anderen Urodelen sowie bei der Eidechse vergleichbar ist. Die spätere Sonderung des Rectus bei Reptilien in verschiedene Portionen, sowie die Abspaltung eines Pyramidalis ist aber durchaus verschieden von der Sonderung, welche der Rectus bei den meisten Urodelen erfährt. Bei letzteren sehen wir, dass die bei Proteus einheitliche Rectusmasse sich sondert in einen oberflächlichen und tiefen Rectus. Der letztere stellt den primären Rectus dar. Derselbe bleibt nicht nur bei allen Perennibranchiaten, sondern auch bei Triton nach der Metamorphose mit dem primären Obliquus ext. und int. in direkter Verbindung. Bei Salamandra löst er sich von letzterem ab und bildet ein ganz selbständiges schmales aber kräftiges Muskelband, das von der Schambeinsymphyse bis zum Zungenbein verläuft. Diese Sonderung bezog ich auf die intra-uterine Entwicklung der Embryonen, wodurch ein Tragmuskel für die mächtigen Uterusschläuche nothwendig wurde.

Der sekundäre Rectus der Urodelen zeigt mit seinen oberflächlichen Fasern bereits Beziehungen zum Integument, aber noch lange nicht in dem Maße, wie dies bei Reptilien ausgebildet ist.

Die Differenzirung des gesammten Rectus der Reptilien wird durch zwei Momente beherrscht: 1) durch die Beziehung der oberflächlichen Fasern zum Integument, 2) durch die Ausbildung des

Thorax mit dem Sternum und die starke Entfaltung der Rippen überhaupt. Ich habe früher schon betont, dass durch die Ausbildung des Sternum der prästernale vom post-sternalen Theil des Rectus schärfer getrennt wird, als bei allen Amphibien. Die Eidechse zeigt unter den von mir schon früher untersuchten Reptilienformen den komplicirtesten Zustand des Rectus. Aus der Schilderung der frühen Entwicklungsstadien dieser Form ergiebt sich, dass der komplicirte Rectus sich aus einer einheitlichen Anlage ausbildet. In dem sekundären lateralen Muskelwulst ist die Anlage des Rectus lateralis von Lacerta enthalten, welcher sich kontinuirlich an den Obliquus ext. superficialis ventralwärts anschließt. Dieser laterale Rectus von Lacerta, den ich auch bei Cyclodus beschrieben habe, fehlt bei Hatteria, Crocodilus und Chamaeleo vollständig. Es ist daher zu erwarten, dass bei den letztgenannten Formen embryonal der sekundäre laterale Muskelwulst nicht in der gleichen Weise, wie bei Lacerta, besteht.

Wir sahen oben, dass in früheren Stadien ein primärer lateraler Muskelwulst bei Lacerta besteht und dass dieser sich zu den Anlagen der Musculi obliqui ext. superficial. und profundus und Intercostales ext. differenzirt. Das ventrale Ende des Obliquus ext. superfic. setzt sich dann in den sekundären lateralen Muskelwulst fort, der sich ventralwärts zum medialen Rectus verjüngt, in diesen kontinuirlich übergehend. Bedenken wir nun, dass bei Lacerta der laterale Rectus stets unsegmentirt ist, während der mediale, wie bei anderen Reptilien regelmäßig segmentirt ist und ferner, dass der Obliquus ext. superfic. bei allen Reptilien eine einheitliche unsegmentirte Muskellage bildet, so liegt der Gedanke nahe, dass das Bildungsmaterial, welches bei Crocodilus und Hatteria den Obliquus ext. superf. bildete, in seinen ventralen Theilen bei Lacerta zur Bildung des Rectus lateralis herangezogen wurde. Das ist allerdings noch bei Embryonen jener Formen zu bestätigen. Die Ursache der Bildung des Rectus lateralis bei Lacerta kann nur in der erworbenen Beziehung dieser Fasern zum Integument gesucht werden. Wenn die Anlage eines solchen Muskels embryonal schon frühzeitig hervortritt, so kann ich darin nur einen cänogenetischen Entwicklungsvorgang erblicken, der auf dem kürzesten Wege den bleibenden Zustand herbeiführt.

Die Beziehung des Rectus laleralis zum Integument drückt sich auch in seiner Fortsetzung nach vorn aus, wo er der ventralen Fläche des Pectoralis aufgelagert in den Schuppengrenzen der hinteren Halsgegend endigt.

Wie der unsegmentirte Zustand des Rectus lateralis zu erklären ist, vermag ich eben so wenig anzugeben, wie ich die gleiche Frage in Betreff der seitlichen Bauchmuskeln beantworten kann. Alle Muskellagen, welche nicht intercostal angeordnet sind, stellen einheitlich unsegmentirte Lamellen dar, welche ihren metameren Aufbau nur durch den Zackenursprung an den Rippen und die Innervation durch die segmentalen Spinalnerven dokumentiren.

Aus den Thatsachen ergiebt sich nur, dass wir hier einen in Vergleichung mit den Amphibien weitergebildeten Zustand vor uns sehen. Bei beiden Gruppen ist die erste Anlage der Bauchmuskeln in so fern eine metamere, als sie durch Auswachsen der getrennten Myotome entstehen. Bei Amphibien sehen wir, dass nur vom Obliquus ext. superficialis und transversus bei vielen Formen die Metamerie aufgegeben wird (bei Cryptobranchus besteht sie aber auch an diesen Muskeln zeitlebens). Bei Reptilien stellen die Obliqui externi, interni und die transversi, wenigstens bei Lacerta schon am 10. Tage nach der Eiablage, also bei kleinen Embryonen glatte einheitliche Lagen dar. Die genannten Muskeln durchlaufen hierbei den gleichen Bildungsprocess, welchen das aus den Urwirbeln hervorgehende Bindegewebe erfährt. Es bestehen zuerst gesonderte segmentale Anlagen. Durch Verbindung dieser getrennten Anlagen kommen einheitliche Schichten zu Stande, welche dann, wie z. B. der Obliquus ext. superficialis sekundär eine Verbindung mit Rippen eingehen.

Endlich ist noch anzuführen, dass der Musc. subvertebralis der Urodelen in dem Intercostalis internus dorsalis longus der Eidechse, somit wohl auch der anderen von mir untersuchten ausgebildeten Reptilien sein Homologon findet. Er entwickelt sich bei der Eidechse vom medialen Myotomwinkel genau in der gleichen Weise wie bei Urodelen der Subvertebralis. Der Ausbildung der Rippen entsprechend ist er bei Reptilien stärker entwickelt, als bei Urodelen.

Resultate.

Fassen wir die aus den vorliegenden Beobachtungen und durch Vergleichung gewonnenen Schlussfolgerungen sich ergebenden Resultate kurz zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

1) Die ventrale Rumpfmuskulatur der Eidechse entwickelt sich aus den in die ventrale Körperhälfte herabwachsenden Myotomen, die Parietalplatten des Mesoderms nehmen nicht Theil an ihrer Ausbildung.

2) Die erste Differenzirung der Myotome bei der Eidechse ge-

schieht in gleicher Weise, wie sie bei niederen Wirbelthieren (Selachiern, Ganoiden, Teleostiern, Amphibien) bekannt geworden ist. Die laterale Lamelle löst sich zu embryonalen verästelten Bindegewebszellen auf, die mediale Lamelle allein lässt Muskelgewebe hervorgehen.

3) Das Herabwachsen der Myotome geschieht, indem diese, wie bei Urodelen, ventrale Myotomfortsätze bilden, deren mediale Lamelle die direkte Fortsetzung des Muskelblattes, deren laterale Lamelle die Fortsetzung des Coriumblattes des Myotoms ist. Beide Lamellen biegen am ventralen Ende des Fortsatzes in einander um.

4) Der erste ventrale Rumpfmuskel, der in der Ontogenese der Eidechse auftritt, ist die aus der medialen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes gebildete Muskelschicht, welche dem primären Obliquus internus der Urodelen homolog ist und genau wie dieser entsteht.

5) Im Anschluss an diesen ersten Muskel bildet sich von der ventralen Myotomkante, dorsalwärts aufsteigend, eben so von der dorsalen Kante ventralwärts absteigend, eine laterale Muskellamelle aus.

In diesem Stadium stimmt die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur bei der Eidechse genau mit der Anlage der primären Rumpfmuskulatur bei Urodelen überein.

6) Die Weiterbildung der ventralen Muskulatur der Eidechse geschieht so, dass aus der medialen Muskellamelle entstehen: der Musc. intercostalis internus longus und brevis, ferner der Obliquus internus sowie der transversus. Die laterale Lamelle bildet den Obliquus externus superficialis und profundus, den Intercostalis externus longus und brevis, sowie einen Theil des Rectus aus. Der Rectus bildet sich aus der ventralen Myotomkante und aus einem kleinen Theil der medialen — einem größeren Theil der lateralen Muskellamelle aus.

7) Der Musc. rectus differenzirt sich aus einer einheitlichen Anlage, aber in durchaus anderer Weise wie bei Urodelen. Ich unterscheide einen medialen segmentirten Rectus, der vom Caudalende des Sternum bis zur Schambeinsymphyse ausgebildet ist. Der laterale Rectus ist unsegmentirt und erstreckt sich vom Schambein nach vorn bis gegen die Halsgegend aus, wo er der Ventralfläche des Musc. pectoralis major aufgelagert, im Integument endigt. Vom medialen Rectus differenzirt sich vor der Symphyse der Schambeine ein Pyramidalis, welcher nicht mit dem gleichbenannten Muskel der Säugethiere vergleichbar ist, da er in der Tiefe subperitoneal angeordnet ist.

Der mediale Rectus zeigt lateralwärts noch Verbindungen mit ventralen Enden des Intercostalis externus und internus, wodurch Reste eines embryonalen Zusammenhangs erhalten sind.

8) Von der medialen Kante des Myotoms bildet sich bei der Eidechse medialwärts gegen die Wirbelsäule zu ein platter Muskel aus, den ich als Intercostalis internus dorsalis longus bezeichnet habe. Er entsteht in ganz gleicher Weise wie der Subvertebralis der Urodelen, dem er homolog ist.

9) Das Herabrücken der ventralen Rumpfmuskulatur bis zur ventralen Mittellinie ist bei der Eidechse erst spät abgeschlossen, am 30. Tage nach der Ablage des Eies, unmittelbar bevor der Fötus das Ei verlässt. Mit dem Herabrücken der Muskulatur rücken auch alle übrigen Theile der ventralen Rumpfwand: Integument und Peritoneum herab, welche die bleibende oder sekundäre Rumpfwand darstellen. Die vorher bestehende embryonale oder primäre Rumpfwand ist keine bleibende Bildung, sie wird ventralwärts herabgedrängt und schrumpft in der Linea alba und der Umgebung des Nabels zusammen. Sie bestand aus ganz plattem, ektodermalem Epithel, spärlichen verästelten embryonalen Bindegewebszellen mit wenig schleimiger Grundsubstanz und plattem Peritonealepithel.

10) Das Verhältnis der seitlichen Bauchmuskeln zu den Rippen bildet sich so aus, dass die von der Wirbelsäule auswachsenden Rippen zuerst zu den aus der medialen Muskellamelle hervorgehenden Muskeln in Beziehung tritt (am 8. Tag). Etwas später (10. Tag) verbinden sich auch die Fasern der lateralen Muskellamelle mit der Rippenanlage, und von da an wachsen Muskelanlagen und knorpelige Rippen gleichmäßig ventralwärts aus.

11) Die ventralen Fortsätze aller Myotome sind zuerst, wie die Myotome selbst, segmentale Bildungen. Wenn die Sonderung der medialen und lateralen Muskellamelle in verschiedene Schichten sich ausbildet, treten aber sofort sowohl nach außen wie nach innen von den Rippen kontinuirliche Muskellamellen auf. Der Obliquus externus superficialis und profundus, sowie der Obliquus internus und transversus sind von vorn herein unsegmentirt. Auch der Rectus lateralis ist unsegmentirt, sobald er als abgrenzbarer Bezirk der Rectusanlage im sekundären lateralen Muskelwulst erkennbar ist.

12) Wie die Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Amphibien durch das Wasserleben und den Übergang zum Landleben bedingt ist, so sehen wir bei Reptilien aus demselben Bildungsmaterial eine komplicirtere Muskulatur hervorgehen, welche veranlasst

ist durch die Beziehung zu den Rippen und dem Integument. Athmung und Lokomotion bilden hier die maßgebenden Faktoren.

Heidelberg, im Herbst 1897.

Litteratur.

1) van Bemmelen, Über die Herkunft der Extremitäten und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anatomischer Anzeiger. IV. Jahrgang. 1889. Nr. 8.

2) Kästner, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1892.

3) —— Die Entwicklung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1893.

4) Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1891.

5) Maurer, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur der urodelen Amphibien etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

6) —— Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

7) —— Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXII.

8) —— Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI.

9) —— Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschrift für Carl Gegenbaur. Bd. I. Leipzig 1896.

10) Rabl, Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch. Bd. XV und XIX.

11) —— Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1896.

(Siehe ferner die Litteraturverzeichnisse in meinen oben citirten Arbeiten.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—III.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

sp Rückenmark,
ch Chorda dorsalis,
A Aorta,
m Muskelblatt des Myotoms,
c Coriumblatt des Myotoms,
pv ventraler Myotomfortsatz,
i Darmkanal,
co Herz,
k knorpelige Rippe,
o.e.s Musc. obliquus ext. superficialis,
o.e.p Musc. obliquus ext. profundus,
i.e Musc. intercostalis externus,
i.i Musc. intercostalis internus,
o.i Musc. obliquus internus,
tr Musc. transversus,
i.i.d Musc. intercostalis internus dorsalis longus,
R Musc. rectus,
g Spinalganglion.

Fig. 1. Querschnitt durch den Halstheil eines Embryo von Lacerta agilis von 7 mm Körperlänge. (Das Ei wurde wenige Tage vor der Ablage dem Uterus entnommen.) Der Schnitt geht durch das sechste Myotom hinter dem Gehörbläschen. 150/1.

Fig. 2. Querschnitt durch das zehnte Myotom des gleichen Embryo von Lacerta agilis. *e* Anlage der vorderen Extremität. 150/1.

Fig. 3. Lacerta agilis, Embryo, 24 Stunden nach der Ablage des Eies fixirt. Querschnitt durch die linke dorsale Körperhälfte im Bereiche des 16. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. Bei *x* erstes Austreten von Zellen aus dem Epithelverband des Coriumblattes des Myotoms. Bei *y* erkennt man, wie die ventrale Myotomkante in der Weise ventralwärts herabwächst, dass lateral von ihr Bindegewebszellen vom Hautfaserblatt der Parietalplatten angeordnet sind. 150/1.

Fig. 4. Lacerta agilis, Embryo, zwei Tage (48 Stunden) nach der Ablage des Eies fixirt. Querschnitt durch die dorsale Rumpfhälfte im Bereich des 19. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. Die rechte Hälfte der Zeichnung geht durch den vorderen, die linke Hälfte durch den hinteren Theil dieses Myotoms. *x* und *y* siehe Fig. 3. 150/1.

Fig. 5. Der gleiche Embryo wie Fig. 4. Querschnitt durch die linke dorsale Rumpfhälfte im Bereich des 14. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. Bei *x* ist die Mitte des Coriumblattes schon in Auflösung begriffen zur Bildung von embryonalem Bindegewebe. Bei *y* lateral von der ventralen Myotomkante liegen Bindegewebszellen, welche von der Somatopleura der Parietalplatten abstammen. 150/1.

Fig. 6. Lacerta agilis, Embryo, drei Tage nach der Eiablage fixirt. Querschnitt durch die linke dorsale Rumpfhälfte im Bereich des 16. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. Die Auflösung der Coriumlamelle (*c*) in ihrem mittleren Drittel (*x*) zu embryonalen Bindegewebszellen ist weiter fortgeschritten, doch ist dasselbe noch dorsal (bei *v*) sowie ventral (bei *z*) von den angrenzenden Bindegewebsbezirken deutlich getrennt. *y* siehe Fig. 5. *k* Andeutung der Vorknorpelbildung für Wirbelsäule und Rippenanlage. 150/1.

Fig. 7. Lacerta agilis, Embryo, vier Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Querschnitt durch die rechte dorsale Rumpfhälfte im Bereiche des 17. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. *v*, *x*, *y*, *z* siehe Fig. 6. 150/1.

Fig. 8. Der gleiche Embryo wie Fig. 7. Querschnitt durch die rechte dorsale Rumpfhälfte im Bereiche des 16. Myotoms hinter dem Gehörbläschen. *x* durch Auflösung des Coriumblattes gebildetes embryonales Bindegewebe, das bei *v* und *z* mit den benachbarten Bindegewebsbezirken nunmehr direkt zusammenhängt. *k* Vorknorpelanlage des Wirbelkörpers und -Bogens, *k*, Vorknorpelanlage der Rippe. 150/1.

Fig. 9. Der gleiche Embryo wie Fig. 7. Die dorsale Myotomkante (*do*) aus einem Totalquerschnitt des Rumpfes (im Bereiche des 14. Myotoms hinter dem Gehörbläschen) bei starker Vergrößerung dargestellt, um zu zeigen, wie die Auflösung des Coriumblattes zu embryonalem Bindegewebe dorsalwärts sich bis zu dieser Kante erstreckt. *m* Muskelblatt des Myotoms; *x* embryonales Bindegewebe aus dem Coriumblatt entstanden. 300/1.

Fig. 10. Der gleiche Embryo wie Fig. 7. Der ventrale Myotomfortsatz (*pv*) vom gleichen Schnitt wie Fig. 9 bei starker Vergrößerung, um zu zeigen, wie die laterale Lamelle (*la*) dieses Fortsatzes nicht zu Bindegewebszellen aufgelöst wird, eine geschlossene Cylinderepithellage darstellt. Die Zellen der medialen Lamelle dieses Fortsatzes (*me*) werden zuerst zu Muskelfaseranlagen herangebildet.

Fig. 11. Lacerta agilis, Embryo, fünf Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Querschnitt durch die rechte dorsale Rumpfhälfte im Bereiche des 16. Myotoms. Es sind Theile von drei Myotomen getroffen. Die dorsale Kuppe gehört zum 17. Myotom, die Mitte zum 16. und der ventrale Myotomfortsatz zum 15. Segment. Bezeichnungen wie Fig. 9. 150/1.

Fig. 12. Lacerta agilis, Embryo, sechs Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Dorsale Myotomkante aus einem Querschnitt durch den ganzen Rumpf im Bereiche des 16. Myotoms bei starker Vergrößerung. Bildung der lateralen Muskellamelle (*m.l*) von der dorsalen Kante an. *m.m* mediale Muskellamelle, aus dem Muskelblatt des Myotoms gebildet. *x* embryonale Bindegewebszellen, aus der Coriumlamelle des Myotoms gebildet. 300/1.

Fig. 13. Lacerta agilis, Embryo, sieben Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Anlage der gesammten linken Rumpfmuskulatur aus einem Total-Rumpfquerschnitt besonders dargestellt, bei schwacher Vergrößerung. Zur Demonstration der Bildung der lateralen Muskellamelle von der dorsalen und ventralen Myotomkante ventral- resp. dorsalwärts vorwachsend. *m.m* mediale Muskelmasse, aus dem Muskelblatt des Myotoms hervorgegangen; *m.l* laterale Muskellamelle in Bildung, nachdem vorher das Coriumblatt des Myotoms zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst war. *m.i* mediale Myotomkante. Theile von drei Myotomen sind auf einem Rumpfquerschnitt getroffen. *do* gehört dem 16., *m* dem 15., *pv* dem 14. Myotome zu. 90/1.

Fig. 14. Die dorsale Hälfte der Fig. 13 bei starker Vergrößerung dargestellt, um das histologische Verhalten der Muskulatur zu zeigen. Bei *b* dringen Bindegewebszellen zwischen die Faseranlagen der medialen Muskellamelle ein, welche die Abgrenzung von Bandbezirken vorbereiten. *do* dorsale Muskelkante. Die übrigen Bezeichnungen siehe Fig. 13. 300/1.

Fig. 15. Der gleiche Embryo und das gleiche Myotom wie Fig. 13. Der ventrale Myotomfortsatz mit der ventralen Rumpfwand, so weit jener sich in diese erstreckt, von einem totalen Rumpfquerschnitt dargestellt. *so* Somatopleura; *ep* Epidermis; *l* laterale, noch epitheliale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes (*pv*); *m* dessen mediale Lamelle, bereits zu Muskelfaseranlagen weitergebildet; *m.l* laterale Muskellamelle; *m.m* mediale Muskellamelle; *mi* der Theil der letzteren, welcher von der medialen Myotomkante gegen die Chorda zu vorwächst. 300/1.

Fig. 16. Lacerta agilis, Embryo, zehn Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Totaler Rumpfquerschnitt im Bereiche des 16. Myotoms. Zur Demonstration der Ausbildung der ganzen Rumpfmuskulatur und ihrer Beziehung zu dem Spinalnerven (linke Seite der Figur) und zur Rippenanlage (rechte Seite der Figur). *n* Spinalnerv; *r.v* dessen Ramus

visceralis; *r.l* Ram. lateralis; *z* ventrale Muskelkante, d. h. ventrales Ende des ventralen Myotomfortsatzes (*pv*). So weit erstreckt sich auch die höhere Differenzirung der Epidermis. *u* Urniere; *kd* Keimdrüse; *so* Somatopleura. 70/1.

Fig. 17. Lacerta agilis, Embryo, 12 Tage nach der Ablage des Eies fixirt, 16. Segment. Die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur mit einem Theil der ventralen Rumpfwand, aus einem Totalquerschnitt des Rumpfes, allein dargestellt. *a* Anlage des Musc. obliquus externus superficialis; *b* und *c* Anlage des Musc. obliquus externus profundus und des Intercostalis externus; *d* und *e* Anlage des Musc. intercostalis internus und obliquus internus; *f* Anlage des Musc. transversus; *h* Anlage des Intercostalis internus dorsalis longus. Von *x*—*y* ist die Somatopleura (*so*) aus kubischem Epithel gebildet, in gleicher Ausdehnung liegt ihr die Anlage des Musc. transversus fest angeschlossen; *pv* noch indifferenter Theil des ventralen Myotomfortsatzes, die Anlage des ganzen Systems des Musc. rectus enthaltend. 200/1.

Fig. 18. Lacerta agilis, Embryo, 16 Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Ein gleicher Schnitt wie Fig. 17. Die Anlage der ventralen Rumpfmuskeln weiter differenzirt. *e* Epidermis; *cm* Corium; *so* Somatopleura. Siehe oben: Für alle Figuren gültige Bezeichnungen. 200/1.

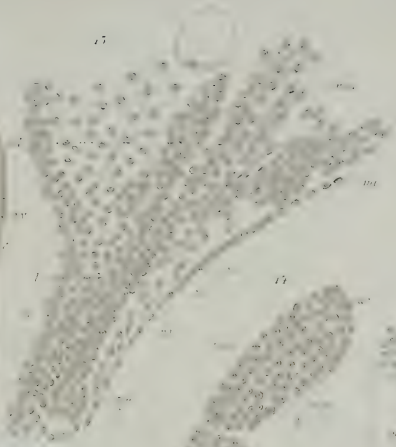
Fig. 19. Lacerta agilis, Embryo, 21 Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Ein gleicher Querschnitt wie Fig. 17. Bezeichnungen s. Fig. 18. 100/1.

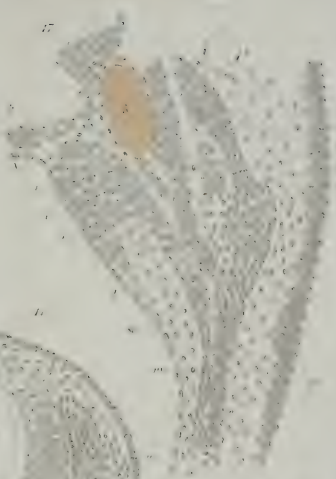
Fig. 20. Lacerta agilis, Embryo, 25 Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Ein gleicher Querschnitt wie Fig. 17. Ventrale Rumpfmuskeln alle differenzirt, aber noch nicht bis zur ventralen Mittellinie herabgewachsen. Bezeichnungen siehe Fig. 18. 100/1.

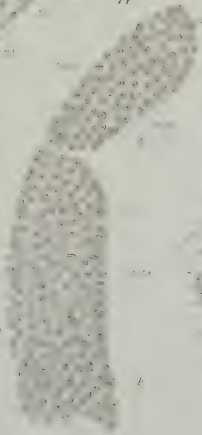
Fig. 21. Lacerta agilis, Embryo, 21 Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Totalquerschnitt durch die Mitte des Rumpfes im Bereiche des 18. Myotoms. Übersichtsbild, um zu zeigen, wie weit die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur herabgewachsen ist. *L* Leber; *g* Gallenblase. Im Übrigen siehe die für alle Figuren gültigen Bezeichnungen. 27/1.

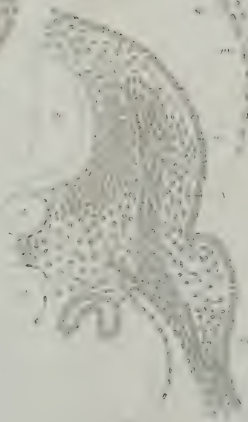
Fig. 22. Lacerta agilis, 25 Tage nach der Ablage des Eies fixirt; ein gleicher Schnitt wie Fig. 21. Bezeichnungen s. Fig. 21. 27/1.

Fig. 23. Lacerta agilis, Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen, 31 Tage nach der Ablage des Eies fixirt. Querschnitt durch die rechte Hälfte der ventralen Rumpfwand. Muskulatur zur ventralen Mittellinie herabgewachsen. Die Abbildung, in der speciellen Ausführung der Muskeln schematisch, ist in ihren Umrissen und denen der einzelnen Muskeln mit dem Abbe'schen Zeichenspiegel genau nach dem Querschnitt des Objektes angefertigt. Bezeichnung s. die für alle Figuren gültige. 25/1.









Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugethierhaare.

Von

F. Maurer

in Heidelberg.

In den von MERKEL und BONNET herausgegebenen »Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« hat KEIBEL[1] unter Anderem auch meine Arbeiten[2–5] über die Phylogenese der Säugethierhaare besprochen und einer Kritik unterzogen[6].

Zur Festlegung des wesentlichen Punktes meiner Lehre führe ich hier an, dass ich die Haare der Säugethiere ableite von den Hautsinnesorganen der wasserlebenden Wirbelthiere, während die stammesgeschichtliche Grundlage der Feder in der Reptilienschuppe zu suchen ist. Durch die angeführte Ableitung der Haare wird die Entwicklung, der Bau, die Innervation und die Gruppenstellung der Haare, sowie die Anordnung der Tasthaare vollkommen erklärt. Auch die Verbreitung der Haare über den Körper wird verständlich, da sie bei Säugethieren zuerst in Form von Längsreihen am Rumpf auftreten. In Betreff der genauen Begründung meiner Lehre verweise ich auf meine Arbeiten über diesen Gegenstand. Wie man sich die

---

[1] KEIBEL, Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. (MERKEL und BONNET, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden 1896.)

[2] MAURER, Hautsinnesorgane, Feder und Haaranlage, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892.

[3] MAURER, Zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.

[4] MAURER, Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugethiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.

[5] MAURER, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

[6] Ich komme erst jetzt auf diese Kritik KEIBEL's zurück, weil ich seither durch andere wichtige Arbeiten vollkommen in Anspruch genommen war.

Umbildung des specifischen Hautsinnesorgans bei Amphibien zu einem Organ des allgemeinen Hautsinnes vorzustellen habe, ist von mir genau dargestellt in meiner ersten Arbeit (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. pag. 787 u. f.). Daraus wird die Bildung des Haarschaftes und das Verhalten der Nerven des Haares verständlich. Die Bildung der Haarscheiden ist pag. 790 in derselben Arbeit genau vorgeführt und auch dieses Problem ist dadurch gelöst. Hinsichtlich der Anordnung der Haare verweise ich auf meine letzte große Arbeit (die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1896, pag. 282—294).

Nach einer Besprechung der thatsächlichen Ergebnisse der diesbezüglichen Forschungen in den letzten Jahren, kommt der Referent zu Schlüssen, die mir nicht gerechtfertigt erscheinen (l. c. pag. 709 u. ff.). Ich führe in Folgendem in derselben Reihenfolge, wie KEIBEL dies that, seine Einwände gegen meine Lehre vor, denn die Natur dieser Einwände und ihre Anordnung ist für das, was eine Kritik leisten kann, sehr lehrreich.

KEIBEL sagt (l. c. pag. 709): »Ich finde da zunächst eine Reihe von Angaben von MAURER als Thatsachen zum Aufbau seiner Hypothese verwerthet, und zwar zum Theil an wichtigen Stellen, die ich nicht als Thatsachen anerkennen kann. Zum Theil handelt es sich um mehr oder weniger begründete Vermuthungen, zum Theil aber handelt es sich auch um irrthümliche Angaben, die mit den wirklichen Thatsachen nicht in Einklang zu bringen sind.« Und nun bringt KEIBEL diese von ihm bestrittenen Thatsachen vor. Es ist 1) das Verhalten der Nerven bei Hautsinnesorganen von Fischen und Amphibien, die, wie ich angab, offenbar vielfach von segmentalen Spinalnerven versorgt werden. Diese Thatsache hält KEIBEL nicht für erwiesen. Aus den von mir vorgeführten Befunden ergiebt sich als Schluss, dass gewisse Hautsinnesorgane von den Spinalnerven versorgt werden und diesen Schluss halte ich auch aufrecht, trotz der Zweifel von KEIBEL, die ohne Angabe von Gründen keine Widerlegung meiner Angaben sind. Ich frage: Beeinflusst diese Frage überhaupt irgend wie meine Lehre von der Ableitung der Säugethierhaare? Das wird Jeder, der meine Ausführungen kennt, verneinen.

2) KEIBEL erscheinen meine Angaben über den direkten Zusammenhang von Sinneszellen und Nerv bei Fischen und Amphibien zweifelhaft. Er hält die Angaben von LENHOSSEK u. A. nicht für genügend widerlegt. Ich weiß nicht, auf welche Arbeit von LENHOSSEK sich KEIBEL bezieht, denn in dem Litteraturverzeichnis ist

Lenhossek nicht angeführt. Aus meinen Präparaten, welche ich auch abgebildet habe, ergiebt sich mit Deutlichkeit ein direkter Zusammenhang der zur Achse des Hautsinnesorgans verlaufenden Nervenfaser mit den Sinneszellen. Gegen die freie Nervenendigung werden immer mehr Stimmen laut zu Gunsten des kontinuirlichen Zusammenhangs. Ich weise auf die Arbeiten von Haller, Apáthy und Bethe hin.

Keibel sagt, er könne »natürlich« auf diese ganze Frage nicht eingehen. Meine Auffassung, dass die Nerven von vorn herein bestehende Bahnen sind, welche das Centralorgan mit den peripheren Organen verbinden, bezeichnet Keibel als sicher falsche. Keibel geht dann weiter auf die Frage des Auswachsens der Nervenfaser ein, die er als eine der gesichertsten Thatsachen der Histiogenese bezeichnet.

Meine Stellung zu diesen Fragen habe ich in meiner Abhandlung genau dargelegt und halte alles dort Gesagte vollkommen aufrecht. Ich wundere mich nur, dass Keibel auch diese Fragen gegen meine Lehre von der Phylogenese der Säugethierhaare ins Feld führt! Sie haben damit nicht den geringsten Zusammenhang.

3) Im Folgenden geht Keibel auf meine Angaben über die Ausstoßung von Hautsinnesorganen bei Teleostiern und Amphibien ein, die von mir nach Keibel's Auffassung nicht einmal wahrscheinlich gemacht sei. Keibel citirt hierüber einen Satz aus meiner Abhandlung, der willkürlich aus dem Zusammenhang herausgerissen eine Entstellung meiner Ansicht ist. Der Satz lautet (pag. 195 meiner Abhandlung): »Bei Cryptobranchus habe ich genauer die Eliminirung von Hautsinnesorganen geschildert und dargestellt, wie an deren Stelle epidermoidale Elemente in die Tiefe rücken und sich von der Epidermis ablösen können. Solche führen zur Bildung von Tastkörperchen.« So weit citirt Keibel. Ich fahre an der citirten Stelle aber dann folgendermaßen fort: »Fragen wir nach der Herkunft dieser Zellen, so sind dieselben zum Theil Elemente der das Hautsinnesorgan umgebenden Epithelzellen. Dann wird kein wahres Tastkörperchen gebildet. Ein solches entsteht nur dann, wenn an einer Stelle ein Hautsinnesorgan nicht zur Ausbildung kommt, sondern die betreffenden Zellen in die Tiefe rücken. Solche wahre Tastkörperchen können sich also nie bilden, wenn an einer Stelle ein Hautsinnesorgan ausgestoßen wurde. So erklärt sich ihr Fehlen bei den Perlorganen der Knochenfische und bei jenen Hautwarzen der Amphibien, die

an Stelle eliminirter Hautsinnesorgane entstanden sind.« Ich glaube hierdurch wird meine Auffassung klar gestellt.

Auch diese dritte von KEIBEL bezweifelte Thatsache hat aber mit der Phylogenese der Säugethierhaare nicht das Geringste zu schaffen.

Im Anschluss an diese Frage zweifelt KEIBEL noch weiterhin an der Richtigkeit meiner Angaben über die Bildung der glatten Muskelzellen der Cutis von Amphibien und Reptilien, das Verhalten des Zellkerns bei der Schleimbildung und über die Bildung der Cuticula bei Petromyzon. Allerdings giebt KEIBEL doch an »dass diese Thatsachen mit meiner Theorie über die Phylogenie von Feder und Haar nur in lockerem Zusammenhange stehen«. Ich meine, sie stehen überhaupt nicht damit in Zusammenhang. KEIBEL giebt aber bei der Anzweiflung absolut keine Gründe an, er meint nur, diese Dinge seien nicht einwandfrei bewiesen. Es steht Herrn KEIBEL frei, Einwände zu erheben und dann werde ich gern darauf erwiedern. Bis jetzt aber kann ich seine Zweifel nicht als berechtigt anerkennen und weise sie zurück.

4) Drei weitere Dinge hebt KEIBEL noch hervor, welche aus dem Thatsachenmaterial, aus dem ich meine Theorie aufbaue, nicht stichhaltig zu sein scheinen: a. die Gruppenstellung der Haare betreffend, b. die allgemeine Verbreitung der Haare über den Körper und c. die Haarpapille betreffend:

ad a. DE MEIJERE hat nachgewiesen, dass bei den Vögeln eine Gruppenstellung der Federn vorkommt. Das steht nach KEIBEL mit meinen Angaben in Widerspruch. Die Angaben DE MEIJERE's erkenne ich als richtig an. Aber die Gruppenstellung ist nicht eine so allgemeine Erscheinung beim Federkleid, wie sie es beim Haarkleid der Säugethiere ist. Zur Ergänzung füge ich hinzu, dass die Gruppenstellung, wie KEIBEL auch aus meinen Arbeiten ersieht, bei den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien eine sehr allgemeine Erscheinung ist. Zur Entscheidung darüber, welche Übereinstimmung hier die größere Bedeutung hat, sind also andere Faktoren heranzuziehen. Die Gründe, wesshalb ich die Gruppenstellung der Haare mit der Gruppenstellung der Hautsinnesorgane niederer Wirbelthiere vergleiche, liegen außer in der topographischen Beziehung zu Schuppenbildungen, vor Allem in ihrer gleichartigen Entwicklungsweise, in so fern eine Gruppe von Organen durch Theilung aus einer Anlage entstehend in vielen Fällen nachgewiesen ist (RÖMER u. A.). Bei Federn ist dies Letztere nicht der Fall.

ad b. In Betreff der allgemeinen Verbreitung der Haare über den Körper habe ich abgebildet, wie die ersten Haaranlagen in Längsreihen angeordnet sind (Katze, Fuchs, Coelogenys etc.) und verglich diese mit Längsreihen der Hautsinnesorgane niederer Vertebraten. Ferner gab ich an, die Haargruppen entständen so, dass ein Haarkeim sich theilt. Hier bezweifelt KEIBEL die Homologie der Längsreihen von Haaren und Sinnesorganen ohne Angabe von Gründen und vermisst ferner den Nachweis, dass alle Haare aus den in den Linien enthaltenen Anlagen abstammen. Das letztere Postulat von KEIBEL verstehe ich nicht, denn ich habe nie daran gezweifelt, dass später Haare selbständig sich anlegen können, eben so wenig, wie ich daran zweifle, dass dies bei Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien sehr häufig ist. Ich finde da nirgends einen Widerspruch mit den Angaben anderer Autoren, wie WALDEYER, KÖLLIKER, WERTHEIM, GOETTE und HESSE, die mir KEIBEL vorhält (pag. 631 l. c.). Auch die Angaben RÖMER's, dass manche Haargruppen nicht durch Theilung entstehen, sondern dass selbständig rechts und links vom Mittelhaar Nebenhaare sich bilden können, bestreite ich nicht. Aber auch RÖMER weiß, dass viele Haargruppen durch Sprossen von einer Haaranlage aus sich bei Weitem häufiger ausbilden.

Diese Theilung einfacher Haaranlagen ist von so vielen Autoren beschrieben und abgebildet worden, dass Niemand an dieser sehr verbreiteten Bildungsweise der Haargruppen zweifeln kann.

Während nun ähnliche Theilungen von Hautsinnesorganen eben so reichlich verbreitet vorkommen, ist dies von Schuppen- und Federbildungen nicht beobachtet worden. Davon sagt KEIBEL nichts.

ad c. In Betreff der Haarpapille gab ich an, dass jedes Haar seine neue Papille bilde, nachdem die Papille des alten ausgestoßenen Haares verstrichen sei. KEIBEL sagt nun, dass allerdings die Papille verstreiche, aber ihre Zellen seien noch vorhanden und bildeten die neue Papille. Ich bin nun der Ansicht, dass eine Papille, wenn sie verstrichen ist, nicht mehr besteht und wenn die Zellen, die sie bildeten, wieder eine Papille formiren, so ist dies eben eine neue Papille. Ich begreife nicht, was daran strittig ist.

Ich habe genau in der Reihenfolge, wie KEIBEL es that, die Einwände, die KEIBEL erhob, vorgeführt. Ihre Anordnung ist eine sehr instruktive. Noch interessanter aber ist es, dass KEIBEL diese angeführten Verhältnisse als die Bausteine meiner Hypothese bezeichnet. Die drei ersten dieser Bausteine haben mit der

Phylogenese der Haare überhaupt nichts zu thun und die unter 4 a, b und c herangezogenen Gründe sind auch nicht im geringsten Widerlegungen meiner Lehre. Ich überlasse es den Fachgenossen, dies zu beurtheilen, indem ich sie neben meinen hier angeführten Gründen auf meine Arbeiten hinweise.

Nachdem nun KEIBEL auf seine Weise die Bausteine meiner Hypothese kritisch beleuchtet hat, wendet er sich (l. c. pag. 712) zu dieser selbst und will ihre schwachen Stellen aufdecken. Es wäre mir nun selbst von großem Interesse, solche kennen zu lernen, und ich würde nur dankbar sein, wenn durch Klarlegung solcher neue Anregung geboten würde. Davon findet sich nun aber bei KEIBEL leider nichts.

KEIBEL hebt wieder hervor, dass ich auf die Entwicklungsvorgänge zu großes Gewicht lege. Ich hätte geglaubt, dass ich das schon früher genügend widerlegt habe in meiner pag. 61 sub 3 citirten Arbeit pag. 266 und 67, wo ich Folgendes ausführte: »Ich lege nur Werth auf die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge bei Haaren, in so weit sie zusammen mit dem späteren Verhalten in Einklang stehen mit den gleichen Befunden der in Vergleichung gezogenen Organe niederer Thierformen .... Es spricht der Umstand, dass die erste Anlage eines Haares anders ist als die der Feder, nicht mit Sicherheit dagegen, dass doch die phylogenetische Grundlage der Federn und Haare in der Reptilienschuppe eine gleiche sei. Es ist selbstverständlich, dass ich mir diese sehr nahe liegende Frage auch vorgelegt habe.

Sie erscheint mir aber schon durch meine früheren Ausführungen erledigt. Denn wenn eine andere Deutung der jedenfalls eigenartigen Entwicklungsvorgänge des Haares, die in dem Bau des ausgebildeten Organs nach allen Richtungen hin eine Stütze findet, zwanglos gegeben werden kann, so hat diese nach meiner Auffassung einen großen positiven Werth, da sie durch eine kontinuirliche Reihe von Thatsachen begründet ist.

Ich versuchte nun die Entwicklung und den Bau des Haares zu vergleichen mit der Entwicklung und dem Bau der Hautsinnesorgane niederer Wirbelthiere, und es ergaben sich dabei Übereinstimmungen, die meine Erwartungen bei Weitem übertrafen. Es werden daraus alle Besonderheiten im Bau des Haares vollkommen verständlich.«

Es ist nun gerade beim ausgebildeten Haare das Verhalten der inneren Wurzelscheide durch die Vergleichung mit den Verhältnissen der in die Tiefe gesunkenen Hautsinnesorgane der Amphibien, welche lange auf dem Trocknen gelebt haben, vollkommen verständlich. KEIBEL giebt auch zu einer Schilderung meine beiden erläuternden Abbildungen wieder (l. c. pag. 659 und 660), aus welchen dies klar ersichtlich ist, und doch sagt er in seiner »Kritik« (pag. 712): »Wesentlich ist vor Allem das Verhalten der inneren Wurzelscheide, des Haares, das sich in MAURER's Hypothese schlecht einfügt.« Wenn das wirklich KEIBEL's Ansicht ist, so kann ich nur sagen, dass er meine Deduktion überhaupt nicht verstanden hat, denn in diesen Verhältnissen liegt allerdings mit ein Schwerpunkt meiner Lehre. Es ist aber die erste Forderung, die man an einen Kritiker stellen muss, dass er das, was er kritisirt, zuvor verstanden hat. Ich füge hier zur Vergleichung mit den Verhältnissen bei der Feder noch hinzu, dass die Federscheide für die Feder eine hinfällige Bildung ist. Sie überkleidet die ganze Anlage der Feder und wird nach Freiwerden der Fahne abgeworfen. Die innere Wurzelscheide des Haares wächst von unten nach oben, besitzt einen oberen freien Rand und bleibt stets erhalten, so lange das Haar besteht. Zu den thatsächlichen Angaben von WALDEYER befinde ich mich nicht im geringsten in Widerspruch.

In Bezug auf das Verhalten der Nerven ist die Beziehung zwischen Haaren und Hautsinnesorganen der Amphibien auch völlig klar und macht den Befund beim Haare vollkommen verständlich. KEIBEL hat mich auch hierin nirgends widerlegt, er vermeidet aber auf das Wesentliche dabei einzugehen. Nur Nebensächliches hat er herangezogen, wie ich oben zur Genüge darlegte. Folgende Thatsachen sind feststehend: 1) Die Epidermis in der unmittelbaren Umgebung der Hautsinnesorgane bei Amphibien und Fischen wird eben so von sensiblen Nerven innervirt, wie die Epidermis überhaupt. 2) Zu den Hautsinnesorganen treten von ihrer basalen Fläche aus specifische Sinnesnerven heran (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Taf. XXVI Fig. 29) (ob sie kontinuirlich in die Sinneszellen übergehen, oder diese nur umspinnen, spielt hier speciell keine Rolle). 3) Wenn sich am Grunde eines Knospenfollikels bei Amphibien eine Papille bildet, wie ich dies von Triton und Cryptobranchus abgebildet habe, so tritt der Sinnesnerv durch diese Papille zum Sinnesorgan (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Taf. XXVI Fig. 31). 4) Die Papille des Säugethierhaares

ist (abgesehen von sympathischen Fasern) nervenlos. 5) Die Federpapille, sowie die Papille der Reptilienschuppe ist außerordentlich reich an sensiblen Nervenfasern.

An diese Thatsachen knüpfe ich die Folgerungen: 1) die sensiblen Nerven der die Hautsinnesorgane umgebenden Epidermiszellen sind die Grundlage der Nerven des Haarfollikels. 2) Der specifische Sinnesnerv des Hautsinnesorgans wird, wenn derselbe beim Übergang zum Landleben seine specifische Sinnesfunction aufgiebt, rückgebildet, und so erklärt sich, wenn wir in einem sich rückbildenden Hautsinnesorgan die Grundlage eines Haares erblicken, die Nervenlosigkeit der Haarpapille. 3) Die Nervenlosigkeit der Haarpapille unterscheidet diese sehr wesentlich von der Schuppen- und Federpapille, sie wird aber durch Vergleichung mit der Papille des Hautsinnesorgans verständlich. — Die genauere Erläuterung hierzu habe ich früher gegeben (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. pag. 787 und 788).

Keibel findet es ferner schwer, die Zellen des Marks im Haarschaft mit den Sinneszellen des Hautsinnesorgans zu vergleichen. Er meint, ich befinde mich da auf einem schwankenden Boden, zumal da ich im Jahre 95 anders darüber denke wie 92. Ich will meine Ansicht hier kurz abgeben: in der Achse des Hautsinnesorgans liegen die Sinneszellen. Beim Zugrundegehen des specifischen Hautsinnes erleiden diese Zellen eine Rückbildung. Es würden also hier verkümmerte Zellen oder eine Lücke entstehen. Die angrenzenden Stützzellen des Hautsinnesorgans verhornen und bilden dann die Grundlage des Haarschaftes. In manchen Fällen schließen sie fest zusammen, sind alle gleichmäßig verhornt und es besteht kein Mark. Der axiale Raum, der im Hautsinnesorgan von den Sinneszellen eingenommen war, ist obliterirt, verschwunden. In vielen Fällen aber bestehen auch in der Achse des Haares unvollständig verhornte, zum Theil eingetrocknete Zellen, selbst ein mit Luftbläschen gefüllter Kanal kann bestehen. Dann ist hier der Raum erhalten, der beim Hautsinnesorgan von den Sinneszellen eingenommen war. Die darin enthaltenen Zellen sind in der Haaranlage nie Sinneszellen gewesen, sondern indifferente Epidermiszellen. Keibel sagt ferner, es spreche Manches dafür, dass die primitivsten Haare marklos gewesen seien. Ich frage hier nur, was Keibel unter einem primitivsten Haare versteht und welche Gründe er dafür angeben kann, dass diese primitivsten Haare marklos seien?

Ich habe die Ansicht ausgesprochen, dass das Haar der Säugethiere auch bei den niedersten Formen eine fertige Bildung ist, dass

man mithin nicht leicht von einem primitiven Haare in phylogenetisch verwendbarem Sinne sprechen kann. Diese Ansicht ist begründet in den Thatsachen, dass der Bau des Haarfollikels und der Haarscheiden überall der gleiche ist, insbesondere verhält sich die innere Wurzelscheide überall gleich. Ich habe Gründe dafür angegeben, dass z. B. die Haare von Ornithorhynchus keine für das Haar einfache Verhältnisse darbietet. Es zeigt eine sehr erheblich weitergehende Tieflagerung seines Follikels als die Haare höherer Säugethiere und doch besitzt es eine innere Wurzelscheide genau wie diese.

Während sich die Wurzelscheiden stets gleich verhalten, bestehen im Bau des Haarschaftes Unterschiede. An einer größeren Reihe von Säugethieren aus verschiedensten Gruppen habe ich diese Verhältnisse genau untersucht und gefunden, dass die Verschiedenheit bedingt sein kann durch stärkere Ausbildung des Oberhäutchens, des Marks oder der Rinde. Auch die platten Haare habe ich in dieser Beziehung untersucht, sowie die Haare mit spindelförmiger Auftreibung des Schaftes. Hier bedingt nicht immer die stärkere Ausbildung der Rinde die Verdickung des Schaftes, sondern zuweilen ist das Oberhäutchen (Bradypus und Verwandte), zuweilen das Mark stärker ausgebildet (Perameles). Der Grundplan im Bau des Haares und seines Follikels ist stets der gleiche. Hierdurch verlieren die platten und spindelförmig aufgetriebenen Haare für die Beurtheilung der Phylogenese ihre Bedeutung. Von meinen diesbezüglichen Ausführungen erwähnt nun Keibel, obgleich er sie in dem Bericht des Thatsächlichen vorher mittheilte, in seiner »Kritik« kein Wort. Er führt gegen mich die Angaben von Reh[1] an, welcher noch bei anderen Säugethieren platte Haare beschrieben hat. Selbst die ovalen Haare des Menschen werden gegen mich vorgeführt. Durch die Abplattung des Haarschaftes werden die Haare weder den Reptilienschuppen, noch den Federn näher gebracht. Zu den Angaben von Reh füge ich noch hinzu, dass dieser mir nicht auf den Boden gefolgt ist, in welchem meine Grundanschauungen wurzeln; alle seine Angaben lasse ich zu Recht bestehen, aber sie sind keine Gründe gegen meine Lehre von der Phylogenese der Haare. Unter die gleichen Gesichtspunkte fallen die Einwände von Poulton[2], welche Keibel gegen mich vorführt. Poulton hat nur Ornitho-

[1] Reh, Die Schuppen der Säugethiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. XXIX. N. F. XXII.

[2] Poulton, The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus etc. Quart. Journ. of microsc. Scienc. Juni 1894.

rhynchus untersucht und vergleicht hier ohne Weiteres die innere Wurzelscheide mit der Federfahne. Was von solcher Vergleichung zu halten sei, überlasse ich dem Urtheile der Fachgenossen. Poulton's Angaben schildert Keibel nun sehr genau und erklärt sie für höchst interessant, meine Angaben von den Verhältnissen bei Ornithorhynchus übergeht er mit Stillschweigen.

Wie wenig Keibel meine Ausführungen, die von ihm auch referirt wurden, in seiner »Kritik« berücksichtigt, ergiebt weiter folgender Einwand (l. c. pag. 713): »Außerdem spricht das Verhalten der Haare zu den Schuppen der Säuger, besonders die Anlage der Haare in den Schuppenpapillen für eine phylogenetische Beziehung der Haare zu den Schuppen.« Ich habe sehr ausführlich dargelegt, wie die Beziehung der Haare zu den Schuppen eine topographische ist, genau wie die Beziehung der Hautsinnesorgane bei Fischen zu Schuppen; das wird von Keibel ganz ignorirt.

Weiterhin stellt mir Keibel als Einwand meine Ableitung der Säugethiere von den Amphibien entgegen. Er meint, die Bildung der Eihäute spreche deutlich genug dagegen. Auf diese Verhältnisse habe ich schon früher hingewiesen. Sie sind so naheliegend, dass sie mir nicht entgehen konnten. Herr Keibel sagt damit nichts Neues. Er sagt: »natürlich wird man die Säuger von Urreptilien ableiten, welche ihren Amphibienvorfahren noch verhältnismäßig nahe standen«, so weit stimme ich ganz mit Keibel überein und habe mich auch im gleichen Sinne ausgesprochen. Wenn aber Keibel fortfährt: »aber doch von richtigen Reptilien, die sich schon durch die Bildung von Chorion und Amnion als Reptilien dokumentiren, so braucht: 1) ein Wirbelthier, bei dem zum ersten Mal eine Amnionbildung auftritt, darum noch kein richtiges Reptil zu sein, und 2) ist mir eine Chorionbildung bei Reptilien nicht bekannt, doch ist das wohl nur ein Lapsus calami.

Ich habe schon mehrfach darauf hingewiesen, dass in den Stegocephalen wohl die Formen bestanden, welche den Amnioten zum Ausgang dienten (Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, pag. 311 und 330). Von solchen bildeten sich divergent nach der einen Seite die Sauropsiden, nach der anderen Seite die Säugethiere aus. Eine diphyletische Entstehung von Amnion und Allantois habe ich so wenig angenommen wie Keibel. Spricht doch schon die feste Verbindung des Quadratum mit dem Schädel bei den heute lebenden Amphibien gegen eine direkte Beziehung der Säugethiere zu diesen Formen.

Dass die Ausbildung des Integuments der Säuger durch den Drüsenreichthum den Verhältnissen bei Amphibien näher steht wie bei Reptilien lässt KEIBEL nicht gelten. Er meint, das habe keine große Bedeutung, dann sagt KEIBEL: »Die von Amphibien abstammenden Urreptilien mögen neben anderen Amphibienähnlichkeiten auch gut ausgebildete Hautdrüsen gehabt haben, wie wenig widerstandsfähig aber die Drüsenbildungen einem mächtigen Hautpanzer gegenüber sind, das zeigen uns deutlich genug die schönen Untersuchungen von RÖMER an Dasypus novemcinctus.« Das ist auch ganz meine Ansicht. Nur möchte ich in dem von mir hervorgehobenen Satz anstatt Urreptilien setzen Protamnioten. Dann liegt nicht der geringste Grund gegen meine Anschauung vor. Trotzdem sagt KEIBEL gerade darauf hin (l. c. pag. 714): »Unter diesen Verhältnissen kann ich mich der Ableitung der Haare, wie sie MAURER gegeben hat, nicht anschließen.« Die Beurtheilung der Logik dieser Schlussfolgerung KEIBEL's stelle ich den Fachgenossen anheim.

In Vorstehendem gab ich die Kritik, welche KEIBEL an meine Lehre von der Phylogenese der Haare gelegt hat, wieder und habe jedes Mal zugleich meine Zurückweisung anfügen können.

Zum Schlusse der Kritik weist nun auch KEIBEL die von mir ausgesprochene Möglichkeit einer Ableitung der Feder mit ihren speciellen Theilen von der Reptilienschuppe als »gänzlich unmöglich« zurück. Er beruft sich hierbei auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge und sagt (l. c. pag. 715): »Die Hornstrahlen der Feder entstehen aus Theilen des Epithelüberzuges der Federpapillen, ihre untere Fläche war ursprünglich der Federpapille zugekehrt; ich glaube diese Thatsache muss genügen, um MAURER's Hypothese als unzulässig erscheinen zu lassen.« Hier könnte ich KEIBEL dasselbe entgegnen, was er mir vorhielt, er lege auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge zu großes Gewicht. Ich verweise ihn aber auf das, was ich früher schon sagte: ich lege nur Werth auf die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge bei Federn und Haaren, in so weit sie zusammen mit dem späteren Verhalten in Einklang stehen mit den gleichen Befunden der in Vergleichung gezogenen Organe niederer Thierformen.

Ich habe die fertigen Zustände, die Reptilienschuppe mit den aufsitzenden Tastkörperchen in biserialer Anordnung, wie sie LEYDIG von Coronella abgebildet hat, neben die fertig gebildete Feder gestellt. Hier lassen sich die Zustände vergleichen. Ich habe das

(Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, pag. 312) mit aller Vorsicht gethan, indem ich sagte: »in einem solchen Gebilde« (einer Schuppe mit 14 Tastflecken, die biserial angeordnet sind) »kann man die Grundlage einer Feder erblicken, es sind anatomisch die Theile der Vogelfeder, d. h. des Schaftes und der Fahne vorgebildet, es fehlt nur die Tieflagerung des Organs«. Ich gestehe gern zu, dass dies von meiner Seite nur ein Erklärungsversuch ist, und dass diese Frage einer weiteren Bearbeitung bedarf. Als solchen habe ich meine Ansicht auch nur ausgesprochen. Aber ich sehe diesen Versuch durch die entwicklungsgeschichtlichen Angaben Keibel's nicht widerlegt. Ich verweise hierüber auf meine (l. c. pag. 312 und 313) gegebenen Ausführungen. Eben so wenig finde ich in den Berichten, welche Keibel über die Erstlingsdune der Vögel giebt, Gründe dafür angegeben, dass dieselbe für die Federphylogenese von Bedeutung sei. Diese Schlussfolgerung von Keibel ist nur eine Behauptung.

Nachdem Keibel meine Lehre von der Phylogenese der Haare in der angeführten Weise bekämpft hat und die Erklärung abgegeben hat, dass er sich derselben nicht anschließen kann, spricht er noch die freundliche Bitte aus, »seine Beurtheilung der Maurer'schen Hypothese nicht schlechtweg als eine Verurtheilung aufzufassen«! Seine Auffassung von der Sache geht zum Schlusse dann dahin: »So müssen wir denn die Phylogenie der Feder eben so wie die des Haares noch als dunkel betrachten.«

Übersehe ich die ganze »Kritik« Keibel's, so ergiebt sich, dass Keibel, um meine Lehre zu widerlegen, Gründe vorgebracht hat, deren thatsächliche Grundlage mit dem Wesen der Sache nicht das Geringste zu thun hat. Es ist dies die Innervation gewisser Hautsinnesorgane bei Fischen und Amphibien von segmentalen Spinalnerven, ferner die Beziehung zwischen Sinnesnerv und Sinneszelle und das Auswachsen der Nervenfasern, sowie die Ausstoßung von Hautsinnesorganen bei Fischen und Amphibien.

Ferner hat Keibel sehr wichtige Punkte meiner Deduktion nicht verstanden, das ist die Ableitung der inneren Wurzelscheide des Haares von Verhältnissen der in die Tiefe gesunkenen Hautsinnesorgane und ihrer Umgebung. Eben so wenig hat Keibel verstanden, in welcher Weise die Innervation des Haarbalges und die Nervenlosigkeit der Haarpapille von den Verhältnissen der Innervation eines Hautsinnesorgans von mir abgeleitet wurde.

Des Weiteren führt Keibel Ansichten gegen mich auf, in welchen ich durchaus nicht von ihm abweiche und meint, er widerlege damit

meine Lehre. Das betrifft die entwicklungsgeschichtliche Verschiedenheit der Säugethiere von den Amphibien, sowie die Verhältnisse der Hautdrüsen.

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, dass man von einer Kritik wohl verlangen muss, dass sie abwägt, dass sie die Gründe, welche den Autor zur Aufstellung einer Lehre veranlassten, auch würdigt und so weit er sie für falsch hält mit Gründen widerlegt. KEIBEL spricht im berichtenden Theil seines Referates auch überall diese Absicht aus: er erfüllt aber dieses Versprechen nicht, denn in der Kritik sind alle meine Gründe völlig außer Acht gelassen, obgleich sie in den thatsächlichen Berichten zum Theil angeführt waren. So sehen wir denn auch, dass, obwohl KEIBEL fortwährend die Richtigkeit meiner Lehre anzweifelt, doch kein einziger stichhaltiger Grund dagegen vorgebracht worden ist.

Dies kann mir nur zur Freude gereichen, denn wenn eine Lehre nur auf die von KEIBEL angewandte Methode angegriffen werden kann, so muss sie doch einen guten Kern enthalten und ich kann den weiteren Ausbau der Sache getrost der Zukunft überlassen.

Heidelberg, December 1897.

Über die Mittelkralle der Vögel.

Von

J. E. V. Boas.

Mit Tafel IV.

Die typische Form der Vogelkralle ist diejenige einer gebogenen kegelförmigen Tüte, welche an der einen Seite abgeplattet ist; die abgeplattete Seite entspricht der als Krallensohle bezeichneten Partie, das Übrige ist die Krallenplatte. An der Grenze beider ist jederseits eine scharfe Kante, welche während der Abnutzung der Kralle dadurch scharf erhalten wird, dass die Krallensohle weicher, bröckeliger ist als die Krallenplatte und somit während des Gebrauches stärker abgenutzt wird, wodurch der Rand der Krallenplatte sich über die angrenzende Krallensohle erhebt.

Es ist hier nicht der Ort auf eine nähere Darstellung der mannigfachen Modifikationen einzugehen, welche dieser typische, bei sehr vielen Vögeln übrigens rein hervortretende Typus innerhalb der Vogelklasse erleidet. Dagegen möchte ich kurz auf eine Eigenthümlichkeit aufmerksam machen, welche eine bestimmte Kralle bei den allermeisten Vögeln darbietet.

Während nämlich die meisten Krallen der Vögel einigermaßen symmetrisch sind, bietet die Kralle der dritten Zehe, also der mittleren Vorderzehe, eine ausgeprägte Asymmetrie dar. Betrachtet man diese Kralle z. B. einer Dohle, eines Raben etc. von oben (Fig. 6), so zeigt es sich, dass die mediale Hälfte der Krallenplatte bedeutend größer ist als die laterale, welche dabei mehr gerade abwärts gerichtet ist, während die mediale Hälfte eine mehr schräge Richtung einschlägt. Eine weitere Betrachtung lehrt, dass der mediale Rand der Krallenplatte weit freier hervortritt als der laterale (vgl. den Querschnitt Fig. 1). Es bietet also die betreffende Kralle eine

scharf hervortretende Hornkante an ihrem medialen Rande dar. Die Bildung und Erhaltung dieser Hornkante beruht offenbar theils auf der Form der Kralle resp. des Krallengliedes selbst, theils darauf, dass derjenige Theil des Hornes der Krallensohle, welcher dem betreffenden Rand der Krallenplatte am nächsten liegt, von mehr bröckeliger Konsistenz ist als der Rest der Krallensohle. In dem besagten Beispiel finde ich auch in der That beim Betrachten der Kralle von unten eine deutliche vertiefte Rille an der Grenze der Krallensohle und der Krallenplatte am medialen Rande (Fig. 1 *r*).

Diese Asymmetrie und Ausbildung einer hervortretenden Kante am medialen Rande der mittleren Vorderkralle, wie ich sie an einem willkürlichen Beispiel erläutert habe, findet sich nun fast bei allen von mir untersuchten Vögeln wieder. In ausgezeichneter Deutlichkeit finde ich sie z. B. bei den Eulen, sehr deutlich ist sie auch bei den Tagraubvögeln (Fig. 7, 9); sie findet sich bei fast allen von mir untersuchten Passeres und Scansores, wenn sie auch nicht immer besonders deutlich hervortritt. Weiter ist sie vorhanden bei den Hühnern, bei den Wat- und Schwimmvögeln; bei den letzteren beiden Gruppen tritt sie meistens sehr ausgeprägt hervor, während sie bei den Hühnervögeln weniger augenfällig, wenn auch meistens recht deutlich ist. Dagegen fehlt jede Spur einer solchen Ausbildung bei den Struthioniden (Struthio, Rhea, Dromaeus) und bei *Cypselus apus*; wer über ein großes Material verfügt, wird wahrscheinlich das Fehlen noch bei einzelnen anderen Formen konstatiren können.

Hiermit ist eigentlich das Wesentliche bezüglich des rein Faktischen dieses Verhältnisses gesagt. Ich möchte aber noch auf einige speciellere Verhältnisse hinweisen.

Manchmal ist die Krallensohle der betreffenden Zehe etwas gewölbt, so dass sie längs der Mitte stärker hervortritt, was übrigens auch an den anderen Krallen der Fall sein kann. Diese Wölbung kann bei einigen Formen an der Mittelzehe sehr stark entwickelt sein. Das ist z. B. bei *Haliaetus* (Fig. 2, 10) der Fall, dessen Krallensohle mit einem stark hervortretenden Längswulst (*w*) versehen ist; dazu ist die Kralle noch sehr schief, so dass die Krallensohle statt gerade nach unten, theilweise medianwärts sieht und der Medialrand (*m*) scheinbar auf die Seite der Kralle emporgerückt ist. Bei *Pandion* (Fig. 3, 11), welcher sich bekanntlich durch seine ringsum abgerundeten Krallen auszeichnet, an denen kein Unterschied zwischen Krallenplatte und Krallensohle hervortritt, findet sich an

der medialen Seite der Mittelkralle ziemlich weit oben eine niedrige scharfe Kante, welche offenbar der Medialrand der Krallenplatte ist; ein Vergleich mit Haliaetus lässt keinen Zweifel hierüber aufkommen.

Manchmal ist der laterale Rand der Krallenplatte abgerundet und sehr wenig hervortretend, während andererseits die Medialkante und die neben derselben verlaufende Rinne mit großer Schärfe hervortritt. Das ist z. B. beim Schwan (Fig. 4, 12) der Fall, bei welchem am Innenrande der Mittelkralle eine tiefe Rinne (*r*) verläuft, welche sowohl oben als unten von einer scharfen Kante begrenzt ist (nämlich resp. dem scharfen Rande der Krallenplatte und einer von der Krallensohle gebildeten Kante, *k*). Die Mittelkralle des Schwans ist auch dadurch ausgezeichnet, dass die Krallensohle eine tiefe proximale Ausrandung besitzt[1]; die Asymmetrie der Kralle ist dabei sehr ausgeprägt — ähnlich wie bei manchen anderen Schwimmvögeln (und bei Watvögeln).

Bei einigen Vögeln verschiedener Gruppen, bei denen unsere Medialkante sehr scharf hervortritt, kommt noch die weitere Eigenthümlichkeit hinzu, dass sie kammartig gezähnt ist (Fig. 8). Es ist die allbekannte gezähnte Kralle, welche bei den Reihern, Pelecaniden und Caprimulgiden auftritt. Die Zähnelung tritt erst bei der Abnutzung der Kralle hervor und ist am proximalen Ende derselben noch nicht vorhanden; sie beruht augenscheinlich darauf, dass schmale, bröckeligere Stellen des Randhornes, welche mit breiteren, festeren abwechseln, bei der Abnutzung schnell wegfallen, wenn eine äußerste beide deckende Schicht abgeschliffen ist; die breiteren Stellen bleiben als die Kammzähne zurück.

Auch die Kralle der zweiten Zehe (der inneren Vorderzehe) kann bisweilen in ähnlicher Weise wie die der Mittelzehe ausgebildet sein. Sehr deutlich und unverkennbar habe ich dies bei *Numenius arquata* gefunden, dessen zweite Kralle entschieden asymmetrisch und mit deutlich hervortretendem geschärftem Innenrande versehen ist. Ähnliches habe ich auch bei Scolopax, Tringa und Totanus gefunden, welche eben so wie Numenius den Schnepfenvögeln (*Debilirostres*) angehören, und vielleicht ist der Charakter

[1] Vergleiche meine Arbeit: Zur Morphologie der Wirbelthierkralle. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI. pag. 289 Anm. 1.

dieser ganzen Abtheilung eigenthümlich[1]. Auch bei verschiedenen Arten der Gattung *Larus* (z. B. sehr deutlich bei L. ridibundus) habe ich dasselbe gefunden, nicht aber mit Entschiedenheit bei anderen Vögeln[2].

Die Bedeutung der oben beschriebenen eigenthümlichen Ausbildung der Mittelkralle ist wahrscheinlich die, dass die Kralle dadurch zu einem geeigneten Werkzeug zum Putzen des Gefieders und der Haut wird; besonders werden wohl solche Stellen (Kopf) mit jener Kralle gereinigt, welche der Vogel nicht mit dem Schnabel erreichen kann. Zum Entfernen namentlich aller abschilfernder Horntheilchen scheint diese Kralle nach Form und Lage in der That wohl geeignet: die betreffende Zehe ist die längste der Vorderzehen, ragt namentlich länger vor als die innere Vorderzehe, so dass ein solches Geschäft eben ihr recht natürlich zufällt. In dieser Weise — als ein Putzwerkzeug — ist auch schon von verschiedener Seite die allbekannte gezähnte Kralle aufgefasst worden, welche ja nur ein Beispiel einer speciellen Ausbildung unserer Kralle darbietet.

Es versteht sich, dass ich auch annehme, dass die zweite Kralle, wenn sie ähnlich ausgebildet ist, in derselben Weise fungirt.

Man sollte glauben, dass ein Charakter, wie der eben erwähnte der Mittelkralle der Vögel, schon längst beachtet und allgemein bekannt wäre: zählen ja diejenigen, welche sich mit dem Vogelstudium als Amateurs oder Professionals beschäftigen, wenigstens nach Hunderten. Die gezähnten Krallen sind allerdings wohlbekannt und immer wieder beschrieben; und bisweilen wird man auch sonst in Specialbeschreibungen von Vögeln die Kante erwähnt finden können[3].

---

[1] Eine Untersuchung verschiedener aufgestellter Vögel dieser Abtheilung, deren Krallen also nur von der Oberseite betrachtet werden konnten, schien diese Auffassung zu bestätigen.

[2] Mit der genannten Ausbildung der Kralle Nr. 2 ist nicht zu verwechseln, dass dieselbe bei manchen Vögeln, ähnlich wie auch in entgegengesetzter Richtung Nr. 4, etwas schief sein kann, aber ohne besondere Ausbildung der inneren Kante.

[3] Namentlich wird in NAUMANN, Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, häufig derselben Erwähnung gethan. Ich habe einen Theil der ausführlichen Beschreibungen des genannten Werkes durchgegangen und namentlich bei den Schwimm- und Watvögeln sehr häufig erwähnt gefunden, dass die Kralle der Mittelzehe mit »einer nach innen vortretenden Schneide« ausgestattet ist, was

In ihrer Allgemeinheit ist aber die Erscheinung — so weit meine allerdings beschränkten ornithologischen Kenntnisse mir es erlauben, ein Urtheil über die Sache auszusprechen — sehr wenig berücksichtigt geblieben. Nachdem ich lange vergeblich gesucht habe, fand ich jedoch einen Verfasser, der auf den genannten Charakter aufmerksam gewesen war. Beim Durchblättern von TASCHENBERG's Bibliotheca Zoologica fand ich, dass JOHN FLOWER in den »Proceedings and Transactions of the Croydon Microscopical and Natural History Club from Febr. 20th, 1878, to Jan. 19th, 1881« einen Aufsatz »On the Peculiar Shape of the Claw of the Middle Toe of Birds« publicirt hat. Durch die Freundlichkeit eines Londoner Kollegen gelang es mir, die betreffenden Proceedings leihweise zu erhalten. Da der ganze Aufsatz nur eine Seite einnimmt und in einer Zeitschrift steht, welche wohl zu den seltensten gehört, und da J. FLOWER scheinbar der Einzige ist, welcher bisher die Sache beachtet hat, erlaube ich mir denselben nachstehend *in extenso* abzudrucken:

»The peculiarly serrated shape of the claw of the middle toe of the Nightjar (C. Europæus) is well known, and many are the ingenious theories which have been framed to account for its peculiar form. The claw of the middle toe is also serrated in the Herons and Cormorants, and in other birds peculiarities in this claw have been noticed. It is not, however, my intention now to go through these in detail, or to endeavour to explain the reason for their peculiarities. I propose on the present occasion merely to point out a matter of some interest, which seems to throw some light on the peculiarities to which I have referred.

The number of birds in which peculiarities in the claw of the middle toe have been noticed and described is comparatively small, and it is somewhat singular that all naturalists who have dealt with this subject have described these cases as something altogether exceptional, as if, in fact, they were the only birds in which this claw is different from the others. I believe, however, that a close and exhaustive examination of the feet of birds would show that there are very few, if any, birds in which the claw of the middle toe is not more or less modified in form. The outside edge of this claw, as a rule, is not peculiar, but the inside edge is so far modified that it is easy to tell whether any particular foot is a right foot or a left foot by this peculiarity alone.

ja einem sorgfältigen Beschreiber unmöglich entgehen könnte. Seltener finde ich sie in den Beschreibungen der Raub- und Hühnervögel, bei den übrigen Gruppen (die gezähnte Kralle von Caprimulgus natürlich ausgenommen) gar nicht erwähnt.

The series of birds' feet which I have here, and which comprise numerous examples from each of the five orders into which British birds are divided, will make this very clear. In all of them the inside edge of the middle claw is much developed and altered in shape.

It would be dangerous to attempt to frame a theory to account for this peculiarity until the matter has been more fully considered and investigated, but I hope our members will not lose sight of this subject, and if any remarkable modification of this claw should come under their observation they should not fail to bring it forward at one of our meetings.«

J. Flower hat somit richtig gesehen, dass die Mittelkralle asymmetrisch ist, und besonders dass der Innenrand eigenthümlich gestaltet ist; näher ist er aber auf die Sache nicht eingegangen. Unter diesen Umständen schien es mir nicht überflüssig, auf die Eigenthümlichkeit wieder hinzuweisen und ihre muthmaßliche Bedeutung hervorzuheben, um so mehr, als John Flower's Entdeckung kaum von irgend Einem sonst beachtet worden ist.

Das Verhältnis gehört in die Reihe der zahlreichen bei verschiedenen Thieren bestehenden Einrichtungen, welche zum Reinigen der äußeren Oberfläche des Körpers dienen. Dass eben eine Kralle speciell hierzu umgebildet wurde, ist leicht zu verstehen; zu den Funktionen der Krallen der Wirbelthiere gehört bekanntlich allgemein — ohne dass sie besonders dafür eingerichtet sind — diejenige des Putzens der Oberfläche. Überhaupt ist eine besondere Ausbildung irgend eines Theiles einer Gliedmaße zu einem Putzwerkzeug weit verbreitet; bei den Insekten und Crustaceen tritt das bekanntlich in verschiedenen Formen auf[1].

Kopenhagen, Januar 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

h lockere Hornmasse,
k Kante an der Krallensohle (beim Schwan),
l lateraler Rand der Krallenplatte,
m medialer Rand der Krallenplatte,
r Rinne,
s Krallensohle,
w Längswulst der Krallensohle (bei Haliaetus).

[1] Vgl. über die Putzfunktion der Thiere Ballion, De l'Instinct de la Propreté ch. l. Animaux. 2. Éd. Bazas 1895.

Alle Figuren vergrößert.

Fig. 1—4. Querschnitt der Mittelkralle verschiedener Vögel. Krallenplatte dunkelgrau, Krallensohle hellgrau, Knochen punktirt. Fig. 1 Dohle, Fig. 2 *Haliaetus*, Fig. 3 *Pandion*, Fig. 4 Schwan. Bei *l* in Fig. 4 war die Grenze von Krallenplatte und Krallensohle nicht nachweisbar, eben so wenig war eine Grenze beider in der Pandionkralle zu sehen.

Fig. 5. Mittelkralle des linken Fußes eines Raben von der Unterseite.

Fig. 6. Dieselbe von oben.

Fig. 7. Dieselbe Kralle von *Buteo* von der Unterseite.

Fig. 8. Dieselbe Kralle von *Ardea* von oben.

Fig. 9. Mittelkralle des rechten Fußes von *Astur palumbarius*, von der medialen Seite gesehen.

Fig. 10. Dieselbe von *Haliaetus*, eben so. Die Medialkante (vgl. Fig. 2) ist höher als bei Astur hinaufgerückt.

Fig. 11. Dieselbe von *Pandion*; die Medialkante ist ganz nach oben gerückt (vgl. Fig. 3).

Fig. 12. Dieselbe vom Schwan (vgl. Fig. 4).

Ergänzungen zu meiner Abhandlung »Die Umbildungen an den Gliedmafsen der Fische[1]«.

Von

Dr. med. Otto Thilo

in Riga[2].

Zu den nachfolgenden Ergänzungen fühle ich mich zum großen Theil veranlasst durch eine Behauptung des Herrn Sörensen im Morpholog. Jahrbuch 1897. Bd. XXV. 2. Es heißt dort pag. 170: »As, in his text, Dr. Thilo refers to the statement of other authors only with regard to two genera (Acanthurus pag. 324 and Monocentris, pag. 339) one might easily be led to suppose that most of these mechanisms had not been treated before.«

Diese Behauptung könnte vielleicht in einigen Lesern den Verdacht erwecken: Thilo hat in seiner Abhandlung bloß eine Zusammenstellung der Arbeiten anderer Forscher gegeben. Die Namen dieser Forscher hat er verschwiegen, um sich mit fremden Federn zu schmücken.

Obgleich nun ein derartiger Verdacht bei allen jenen Lesern ausgeschlossen ist, die aufmerksam das Litteraturverzeichnis meiner Arbeit durchgesehen haben, so könnte er doch bei allen jenen Lesern bestehen, die meinem litterarischen Anhange nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Zu diesen Lesern gehört offenbar auch Herr Sörensen. Er hätte sonst schwerlich auf pag. 1 meiner Arbeit eine Fußnote übersehen, in der es heißt: »Den eingeklammerten Zahlen entsprechen Litteraturangaben im Anhange.«

---

[1] Vgl. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXIV. 2. 1896. O. Thilo, Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische.

[2] Wir betrachten hiermit diese Diskussion für das Jahrbuch geschlossen. Die Redaktion.

Auf pag. 291 z. B. liest man bei der Überschrift »Balistinen« die Zahlen (2, 13, 14), 2 entspricht 2 im Litteraturverzeichnis, d. i. THILO, Inaugural-Dissertation, 13 entspricht 13, d. i. M. H. HOLLARD, Monograph. d. Balist. etc., 14 WILL. SÖRENSEN, Om Lydorgan. etc.

Ich habe also in der allgemein gebräuchlichen Weise auf die mir bekannte Litteratur hingedeutet. Auf SÖRENSEN ist verwiesen bei Balistes 1 mal, Triacanthus 2 mal, Centriscus 1 mal, Gasterosteus 1 mal, Synodontis 2 mal, Dactylopterus 1 mal. Ich habe also 8 mal auf Herrn SÖRENSEN verwiesen. Hiermit könnte er, wie ich glaube, zufrieden sein!

Bei meinen litterarischen Hinweisen begnügte ich mich allerdings meist mit der Angabe des Namens der Forscher und des Titels ihrer Arbeiten. Ich halte es für unrichtig, viel litterarhistorische Bemerkungen in anatomische Beschreibungen hineinzuflechten. Hierdurch muss die Beschreibung an Klarheit und Kürze verlieren.

Die historischen Überblicke werden ja leider nur zu oft dazu missbraucht, einen möglichst dunklen Hintergrund zu erzeugen, von dem sich das bessere Ich um so schöner abhebt. Ich finde es durchaus nicht, dass

> »— — — es ist ein groß Ergetzen,
> Sich in den Geist der Zeiten zu versetzen,
> Zu zeigen, wie vor uns ein weiser Mann gedacht
> Und wie wir's dann zuletzt so herrlich weit gebracht.«

Aus all' diesen Gründen bemühte ich mich, im Text die Ergebnisse meiner Forschungen und Erwägungen möglichst kurz und klar wiederzugeben. Auf die Ansichten anderer Forscher habe ich nur dort hingewiesen, wo es zum Verständnis des Ganzen erforderlich war. Auch den litterarischen Anhang habe ich kurz gehalten, weil ich voraussetzte, dass ihn doch nur jene Kollegen genauer lesen werden, die mit mir dasselbe Thema bearbeiten. Diese aber müssen ohnehin die Originalarbeiten nachlesen und hierzu genügen gewiss meine Angaben vollständig.

Wenn ich trotzdem im Nachfolgenden die litterarischen Angaben meiner Arbeiten erweitere und ergänze, so geschieht dieses zum großen Theil nur desshalb, weil ich mich veranlasst fühle nachzuweisen, dass es mir fern lag, zu beabsichtigen »to suppose that most of these mechanisme had not been treated before — — —[1]«.

Die Grundlagen meiner Arbeit »Die Umbildungen an den Glied-

[1] Vgl. SÖRENSEN, Some remarks on Dr. THILO etc. pag. 170.

maßen der Fische« sind schon in meiner Inaugural-Dissertation (Dorpat 1879) niedergelegt. Herr Sörensen hat aber seine Abhandlung »Om Lydorganer hos Fiske« erst 1884 veröffentlicht. Die Grundideen meiner Arbeit kann ich also unmöglich von Herrn Sörensen entlehnt haben. Auch die Einzelheiten meiner anatomischen Beschreibungen der Gelenke weichen vollständig von seinen Darlegungen ab. Außerdem habe ich mir in meiner Arbeit »Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische« ganz andere Aufgaben gestellt, als Herr Sörensen bei seinen »Lautorganen der Fische«.

Ich sagte schon zum Schluss meiner Dissertation[1] (pag. 16): »Aus den vorstehenden Beobachtungen und aus anderen in der Litteratur verzeichneten Angaben scheinen mir sich folgende Sätze zu ergeben:

1) Die Brust- und Rückenstachel der Knochenfische gingen aus Flossen hervor, indem einer der Flossenstrahlen sich zum Stachel umbildete.

2) Hierbei schwand der übrige Theil der Flosse bis auf geringe Überreste, die zur Bildung eines Sperrgelenkes verwandt wurden.

3) Diese Veränderungen an den Gelenken verlangten häufig auch eine veränderte Verlaufsrichtung der die Flosse bewegenden Muskeln und bedingten dann tiefgreifende Umformungen jener Körpertheile, von denen die genannten Muskeln ihren Ursprung nehmen (Schultergürtel, Flossenträger), Umformungen, die sich genau auf Gesetze der Mechanik zurückführen lassen.«

Pag. 6 und 10 weise ich darauf hin, dass die Sperrvorrichtung des Einhorns an einige Gesperre erinnert, die in der Technik Verwendung finden und dass die Sperrgelenke des Stichlings und der Nilwelse nichts Anderes sind, als Kegelgelenke. Die scheinbar vollständig eigenartige Sperrfähigkeit dieser Gelenke ist nichts Anderes, als eine höher entwickelte Eigenschaft der bisher bekannten Kegelgelenke.

Die Kegelform dieser Sperrgelenke habe ich schon in meiner Dissertation durch genaue Messungen nachgewiesen. Auch habe ich schon eben dort darauf aufmerksam gemacht, dass diese »sperrenden Kegelgelenke« vor den allgemein bekannten menschlichen und anderen Kegelgelenken sich im Grunde nur durch die Starrheit der Bindemittel auszeichnen, welche ihre Gelenktheile zusammenhalten. Während die menschlichen Kegelgelenke elastische Bänder besitzen,

---

[1] Otto Thilo, Die Sperrgelenke an den Stacheln einiger Welse, des Stichlings und des Einhorns. Inaugural-Dissertation. Dorpat 1879. Schnackenburg.

werden die Sperrgelenke der Welse durch knöcherne Verbindungsstücke an einander geschlossen (Umschlusspaare, Reuleaux). Diese starren Umschließungen gestatten nur sehr streng vorgeschriebene Bewegungen (Zwangläufigkeit, Reuleaux). Es entstehen an ihnen Einklemmungen oder Sperrungen, wenn ihre Gelenktheile nicht ganz genau entsprechend ihren starren Bahnen verschoben werden. Eines der besten Beispiele, aus dem gewöhnlichen Leben, für die Möglichkeit solcher Einklemmungen bieten wohl unsere Schubladen.

Obgleich die Berührungsflächen derselben oft durch den langjährigen Gebrauch vollständig glatt geworden sind, so klemmen sie sich doch leicht ein, wenn der Zug nicht in der Mitte (z. B. am Schlüssel), sondern an einer Seite ausgeübt wird.

Die Kegelform vieler Sperrgelenke ist sehr auffallend und viele Anatomen gaben sie unbedingt zu, denen ich auf den Naturforscherversammlungen zu Frankfurt a. M. 1896 und Braunschweig 1897 meine Präparate vorlegte.

Auch die Richtigkeit meiner mechanischen Auffassung billigten jene Kollegen, welchen ich meine künstlichen Nachbildungen der Sperrgelenke erläuterte. Einige dieser Nachbildungen sind vollständig aus Metall gefertigt und besitzen vollständig glatte Gelenkflächen, trotzdem sperren sie genau so, wie die Sperrvorrichtungen der Fische.

Die Kurven der glatten, metallischen Gelenkflächen einiger Nachbildungen des Gesperres vom Einhorn wurden von mir genau nach der Natur gebildet. Erst nachher fand ich im Konstrukteur von Reuleaux[1] die Angabe, dass in der Technik ganz ähnliche Gesperre zur Verwendung gelangen und dass man die Kurven ihrer glatten Berührungsflächen mit Leichtigkeit durch Konstruktion finden kann. Das Gesperre des Einhorns gleicht im Wesentlichen dem sogenannten »Doboscher Klemmgesperre« (Reuleaux, Konstrukteur, pag. 638, Fig. 724 und 725). Die Sperrklinke dieses Gesperres, der sogenannte »Klemmdaumen« desselben, entspricht dem von mir als »Hemmknochen« bezeichneten zweiten Strahle des Einhorns, welcher den ersten Strahl (Rückenstachel) feststellt (Thilo, Morphol. Jahrb. Taf. VII Fig. 1).

Die Krümmung der Gelenkflächen dieses »Hemmknochens« ist streng vorgeschrieben. Ich fand, dass bei Holzgesperren Kreisbögen genügen, während die glatten Flächen eines metallischen Gesperres jene Kurve (Evolvente) erfordern, die bei Reuleaux genau angegeben

[1] F. Reuleaux, Der Konstrukteur. Braunschweig, Vieweg u. Sohn. 1895.

ist und von mir nach der Natur gebildet wurde, unabhängig von den Angaben Reuleaux'. Jedoch gedenke ich, an einem anderen Orte auf diese Verhältnisse genauer einzugehen, die, wie mir scheint, für den Techniker eben so bemerkenswerth sind, wie für den Naturforscher. Ich will hier nur noch darauf hinweisen, dass auch Herrn Professor Reuleaux die große Ähnlichkeit zwischen den natürlichen und künstlichen Gesperren aufgefallen ist. Er sagt in seinem Konstrukteur pag. 643: »Es möge bemerkt werden, dass Reibungsgesperre auch in der Natur vorkommen. Mehrere Fische stellen mittels ‚dreitheiliger Gesperre' gewisse Knochengebilde (Stacheln) aufrecht fest und können sie auch niederlegen. S. u. A. O. Thilo, Die Sperrgelenke einiger Welse etc. Dorpat 1879.«

Ich habe also mich bemüht, in zweifacher Weise festzustellen, dass die Sperrfähigkeit der Stachelgelenke abhängig ist von der Form ihrer Gelenkflächen und der Starrheit der Bindemittel, durch welche ihre Gelenktheile zusammengehalten werden.

1) Durch Untersuchungen und Erwägungen (analytisch) stellte ich fest, dass nach den Gesetzen der Mechanik ihre Sperrfähigkeit von ihrem Bau abhängt. Vgl. u. A. Thilo, Die Umbildung etc. pag. 311—337.

2) Durch Nachbildungen habe ich neuerdings die Richtigkeit meiner Angaben synthetisch festgestellt. Vergl. Verhandlung der 68. Versamml. deutscher Naturforscher und Ärzte in Frankfurt a. M. 1896, Abtheil. Zoologie und Anatomie.

Ich hoffe, dass diese zweifache Beweisführung jedem vorurtheilsfreien Leser genügen wird.

Ausdrücklich habe ich in den obigen Darlegungen darauf hingewiesen, dass die Berührungsflächen der künstlichen Gesperre vollständig glatt sein können. Ich hielt diesen Hinweis für nothwendig, weil mir Herr Sörensen zu behaupten scheint, dass die Sperrfähigkeit der Stachelgelenke unbedingt von der Rauheit ihrer Berührungsflächen abhängt. Ich glaube wenigstens seine nachfolgende Äußerung dahin deuten zu müssen[1]: The most essential difference between Dr. Thilo's view and mine is due to my distinguishing between two kinds of faces: the articular faces, by means of which the rays articulate, and the scouring faces, which are able to scour against each other while moving, thus stopping or checking the movement (and at the same time producing a sound) or, if brought

[1] Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV. 2. pag. 171.

into full contact which each other, before the movement takes place, prevent the movement from being effected. In the articular faces the bone is generally but not always covered with cartilage; this is never the case in the scouring faces, which are covered with an exceedingly thin periosteum very intimately connected with the bone. These faces show various sculptures: where they reach their highest development, they are smooth and, as it were, polished. On account of this fact I have described the scouring faces as being »naked« and the most highly developed ones as being »naked, smooth, as it were, polished faces«.

Diese »naked faces« oder »scouring faces« werden nach Herrn Sörensen durch die Muskeln der Stacheln an einander gedrückt und fixiren alsdann den Stachel in aufrechter Stellung.

So glaube ich wenigstens die nachfolgende Stelle in Herrn Sörensen's Lydorganer pag. 67 verstehen zu müssen.

»Dass die Fixirung bei Gasterosteus eben so wie bei den übrigen hier im **Buche behandelten Fischen** dadurch hervorgebracht wird, dass die »nøgne (naked faces) Flader« gegen einander gestemmt werden, davon kann man sich überzeugen, wenn man einen Strahl exartikulirt, und ihn, sowie den Strahlenträger, so weit möglich von den Weichtheilen reinigt; denn bringt man ihn nun wieder in das Gelenk, so kann man ihn fixirt bekommen, aber nur — wie es durch eine starke Lupe jetzt sehr deutlich zu sehen sein wird, — wenn die »nøgne Flader« einander berühren. Da die Anheftung der Sehnen der Musculi anteriores oberhalb des Gelenkes stattfindet, so wird die vorwärtsführende Richtung der Wirkung dieser Muskeln die Zapfen des Strahles gegen die »nøgne«-Flächen des Strahlenträgers führen, wenn der Stachel in einer mehr oder weniger aufgerichteten Stellung aus irgend welcher Ursache verhindert wird, weiter vorwärts zu gehen. **Wahrscheinlich wird die gleichzeitige Wirksamkeit der beiden Muskelpaare nothwendig sein**, um eine vollständige Fixirung zu bewirken durch Herunterdrücken des Strahles gegen den Strahlenträger. Voraussichtlich wird die Elasticität der Ligamentfasern zwischen Strahl und Strahlenträger, obwohl nur gering, die Aufhebung der Fixirung bewirken, wenn die Muskeln schlaff gemacht werden[1].«

[1] Da ich des Dänischen nicht mächtig bin, ließ ich die oben angeführten Stellen übersetzen. Zur Vergleichung führe ich dieselben hier wörtlich an:

At Fixeringen hos Gasterosteus ligesom hos de øvrige her omhandlede Fiske frembringes ved at de nøgne Flader stemmes mod hinanden, kan man

Herr Sörensen meint also, wenn man einen Stachel exartikulirt, d. h. wenn man alle seine Muskeln und Bänder durchschneidet, so kann man ihn doch fixiren, falls man nur seine Gelenkflächen richtig an einander fügt. Wahrscheinlich aber sind seine Muskeln zum vollständigen Fixiren erforderlich.

Diese Beweisführung ist mir nicht einleuchtend! Ich habe übrigens es sehr häufig Kollegen an todten Stichlingen erläutert, dass die Stacheln derselben vollständig feststehen, wenn man sie aufgerichtet hat. Bei todten Fischen kann doch von einer Muskelwirkung nicht die Rede sein. Weiter gehe ich hier auf die mechanischen Erörterungen des Herrn Sörensen nicht ein, da er sie sehr ausführlich in der vorliegenden Zeitschrift gegeben hat (Morph. Jahrb. XXV. Hft. 2).

Bevor ich mich zu den Angaben anderer Forscher wende, gebe ich hier eine kurze Zusammenstellung derjenigen

Ergebnisse meiner Untersuchungen,

über welche ich keine Angaben in der Litteratur finden konnte.

1) Die nach vorn geneigte Stellung der ersten Rückenflossenstrahlen des Barsches und anderer Fische dient dazu, dem Fische das Aufrechterhalten der Flosse zu erleichtern. (Thilo, Morphol. Jahrb. Umbild. pag. 289.)

2) Die asymmetrische Form der Gelenkenden vieler Rückenflossenstrahlen hat denselben Zweck (pag. 290).

3) Die vorderen Rückenflossenstrahlen der Barsche und Zander sind durch Knochenbögen nach Art einer Hänge eingelenkt (Kettengelenke). (Thilo, Morphol. Jahrb. pag. 303.)

4) Bei Zeus faber dienen die hinteren Knochenfortsätze am Gelenkende der zwei vorderen Rückenflossenstrahlen dazu, die Flosse festzustellen (pag. 290).

---

overtyde sig om ved at exarticulere en Straale og rense den og Straalebaereren saavidt muligt for de bløde Dele; thi anbringer man den nuigjen i Leddet, kan man faa den fixeret, men, som det nu meget tydeligt kan sees med en staerk Lupe, kun naar de nogne Flader berøre hinanden. Da Tilheftningen af Senerne til Mm. anteriores finder Sted ovenover Leddet, vil den fremadforende Retning af disse Musklers Virkning føre Straalens Tappe (bagtil) an imod Straalebaererens nøgne Flader, naar Piggen i en mere eller mindre opreist Stilling hindres af en eller anden Grund i at gaae laegere frem. Sandsynligviis vil den samtidige Virksomhed af begge Muskelpar vaere nødvendig til at bevirke en fuldstaendig Fixering, ved at trykke Straalen ned imod Straalebaereren. Rimeligviis vil Elasticiteten af Ligamentmasserne mellem Straale og Straalebaerer skjondt kun ringe, bevirke Fixeringens Ophaevelse, naar Musklerne slappes.

5) Die vorderen Rücken- und Afterstachel von Chorinemus saliens besitzen Sperrgelenke. Dieselben Stacheln von Chorinemus toloo zeigen keine Sperrgelenke (pag. 303).

6) Der bewegliche Bauchflossenträger (sogen. Becken) einiger Balistiden dient dazu, nach Art des Hebels eines Blasebalges, die Bauchhöhle zu erweitern, um ein Aufblähen durch Luft zu ermöglichen (pag. 333). Beiläufig sei hier bemerkt, dass ich bei meinen Untersuchungen diesen Hebel (Becken) bei Monacantus und Triodon stets fand, ihn aber bei den eigentlichen Kugelfischen (Diodon, Tetrodon) stets vermisste.

Ich stellte hier diese Ergebnisse zusammen, weil es vielleicht doch einigen Lesern gelingen könnte, über dieselben Angaben in der Litteratur zu finden, und weil es mir lieb wäre, wenn andere Forscher dieselben durch Nachuntersuchen prüfen wollten.

Auch die übrigen Ergebnisse meiner Untersuchungen weichen sehr wesentlich von denen anderer Forscher ab. Ich habe in meiner Dissertation 1879 eine einheitliche Auffassung der Sperrgelenke angestrebt und mich bemüht, nachzuweisen, dass alle Sperrgelenke nur einem Zwecke dienen, dem Zwecke — Kraft zu sparen, indem sie den Muskeln das Aufrechterhalten der Stacheln erleichtern. Je mehr ein Stachel ausgebildet ist, desto mehr finden wir auch an seinem Gelenke die Fähigkeit entwickelt, ohne Muskelthätigkeit in jeder beliebigen Stellung den Stachel aufrecht zu erhalten.

Selbstverständlich müssen hierdurch die verschiedenartigsten Übergangsformen entstehen. Diese Übergangsformen festzustellen und auf mechanische Zwecke zurückzuführen, war die Hauptaufgabe meiner Abhandlung »Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische«.

Von diesem einheitlichen vergleichend physiologischen Standpunkte aus betrachtet keine der mir bekannten Arbeiten die Sperrgelenke der Fische. Ich finde in der Litteratur nur Beschreibungen einzelner Gelenke, deren Angaben über die Form der Gelenkflächen und Gelenkachsen meist recht allgemein gehalten sind. Eine Ausnahme hiervon machen die Arbeiten von Hilgendorf und von Riehm über die Sperrvorrichtungen von Monocentris japonic. (Vergl. Thilo, D. Umbild. pag. 339 u. 353.)

Ich lasse hier ein vervollständigtes Litteraturverzeichnis über Sperrgelenke folgen.

Die Sperrgelenke der Balistiden.

1. M. H. Hollard, Monogr. d. Balist. Annal. d. scienc. nat. Paris 1854. IV. Serie. Zoologie. Tome I. pag. 40. Sehr zahlreiche Abbildungen und Beschreibungen der Fische. Auch Abbildungen der Sperrvorrichtungen. Im Wesentlichen stimme ich der Auffassung Hollard's bei. Pag. 108 heißt es: Je ne me propose pas de donner une description du système musculaire des Balistides. Dessgleichen fehlen genauere Beschreibungen der Gelenkflächen.
2. Owen, Anatomy of Vertebrates. Vol. I. Angabe, dass der zweite dornartige Strahl den ersten Rückenstachel feststellen kann. Genauere Angaben über Muskeln und Gelenke fehlen.
3. Klein, Württembergische naturwissenschaftl. Hefte 2 und 3. 1872. Tab. II. Fig. 23. Soll nach einem Schreiben des Verfassers an mich Beschreibungen und Abbildungen von Sperrgelenken enthalten. War mir nicht zugänglich.
4. Will. Sörensen, Om Lydorgan. etc. Kjobenhavn, V. Thaning u. Appels. Boghandel. 1884. pag. 53.

Die Sperrgelenke von Triacanthus.

Rückenstachel und Bauchstachel.

M. A. Hollard und Sörensen, op. cit.

Das Sperrgelenk von Centriscus.

Will. Sörensen, op. cit.

Das Sperrgelenk von Gasterosteus.

Will. Sörensen, op. cit.

Die Sperrgelenke der Siluroiden.

Rückenstachel.

Joh. Jac. Heckel, Abbildungen und Beschreibungen der Fische Syriens. Stuttgart, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 1843 (abgedruckt aus Russegger's Reisen. I. Bd. 2. Theil.

Rückenflosse von Arius Cous. syn. Pimel. Cous. Cuv. pag. 104. Abbildung Taf. XIII Fig. 3.

Angaben über Gelenkflächen und Gelenkachsen fehlen. Der nachfolgenden Anschauung kann ich mich **nicht** anschließen:

»In dieser Stellung stemmt sich der kleine Strahl (Hemmknochen, Thilo, Taf. VIII Fig. 20 und 21) an den Rand seines Gehäuses (*i*). Die beiden Spitzen des kleinen Strahles (*gg*) drücken gegen die Grübchen des großen (zweiten Strahles und dieser steht nun ganz unbeweglich fest in seinem Gehäuse. Um diese Hemmung zu lösen und den Strahl wieder niederzulegen, ist die Funktion zweier anderer Muskelpaare nöthig.« Es folgt eine Beschreibung von Muskeln, die nach meiner Ansicht nicht vorhanden sind. An die Stacheln setzen sich, nach meinen sehr zahlreichen Untersuchungen sehr großer Fische, nur die auf Taf. VIII meiner Umbildungen abgebildeten Muskeln. Irrthümer sind bei der Darstellung der Flossenmuskeln leicht möglich, da die Flossenmuskeln von den sehr stark entwickelten Rückenmuskeln der Fische überlagert werden und zahlreiche Sehnen und Muskelfasern der Rückenmuskeln sich an die Flossenträger setzen.

Will. Sörensen, Om Lydorganer etc.

Brustflossenstachel.

Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. d. poiss. Tome 14. Paris, Pitois-Levraut. 1839. pag. 336. Sehr genaue Beschreibung des Bruststachelgelenkes von Silurus glanis.

Carl Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 1865. Beschreibung und Abbildung der Bruststachelgelenke von Silurus glanis, Pimelod. atravius, Mormyrus cyprinoides, Salmo savelinus.

J. Playfair McMurrich, The Osteology of Amiur. catus. pag. 270, enthalten in Proceedings of the Canadian instit. Toronto, Copp, Clark u. Co. Vol. II. Fasc. No. 3. Octob. 1884. Diese Arbeit scheint gute Abbildungen zu enthalten. Sie war mir nur sehr kurze Zeit zugänglich nach dem Erscheinen meiner Umbildungen 1896.

Will. Sörensen, Om Lydorg. etc.

Die Sperrgelenke von Acanthurus.

Dr. W. Dönitz, Archiv für Anatomie und Physiologie von Reichert und Du-bois-Reymond. Jahrg. 1867. Leipzig, Veit u. Comp. Sehr genaue Beschreibung und Abbildung der Gelenke der Rückenflosse von Acanthurus, Naseus, Amphacanthus.

Der Auffassung Dönitz' über die Sperrgelenke kann ich mich nicht anschließen, wohl aber finde ich gleich Dönitz, dass »der Spiralabschnitt der Scheibe an der Peripherie feingekerbt ist.« Vgl. Thilo, Umbildungen. pag. 324.

Will. Sörensen, Lydorgan. etc.

Monocentris japonicus.

Rückenstachel.

Dr. Tilesius, Denkschriften der königl. Akademie der Wissenschaften zu München für die Jahre 1811 und 1812. Ericius cataphract. mihi der span. Reuterfische und Matekasavibo japonicus. Monocentris carin. etc. Taf. III Fig. 1—4.

Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. d. poiss. Paris 1829. Tome IV. pag. 467.

Hilgendorf, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde. 18. Febr. 1879. Nr. 2. pag. 22. Genaue Beschreibung, der ich beistimme.

Bauchstachel.

Hilgendorf, ebenda.

Dr. G. Riehm, Vorrichtung zur Fixirung der Bauchstacheln von Monocentris japonicus. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. LVI. 1883. Mit 6 Abbildungen. Ich stimme beiden Forschern in den Hauptsachen bei. Von Riehm weiche ich in einigen Punkten ab, die ich in meiner Abhandlung angegeben habe (pag. 339).

Dactylopter volitans.

Johannes Müller, Über Fische, welche Töne von sich geben. Müller's Archiv. 1857. pag. 270. Angaben über die Kiemenstachel von Dactyl.

Will. Sörensen, Lydorgan.

Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten.

Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers.

Von

Louis Bolk,

Professor der Anatomie an der Universität Amsterdam.

II.

Mit 43 Figuren im Text.

Zweiter Abschnitt.

Die Segmente der oberen Extremität.

Erster Theil.

Als solche werden zusammengefasst das ganze fünfte, sechste, siebente und achte Segment. Daneben aber müssen zugleich das vierte (selbst dritte) und neunte zur Sprache gebracht werden, in so weit entweder nur das Myotom derselben allein oder Myotom und Dermatom zusammen in Beziehung zur Extremität getreten sind.

Überblicken wir die gesammten Muskeln, welche sich aus einem der angedeuteten Myotome differenzirt haben, dann zeigt sich unmittelbar, dass sich nicht das ganze Myotom zur Bildung von Extremitätenmuskulatur aufgelöst hat. Ein Theil des Materials ist in Muskelgruppen übergetreten, welche mit der Extremität weder morphologisch noch funktionell etwas zu thun haben. Am prägnantesten kommt diese Thatsache zum Vorschein beim neunten Myotom, welches sich wie alle vorhergehenden nur theilweise am Aufbaue der Extremitätenmuskulatur betheiligt, und weiterhin die Muskulatur des ersten Spatium intercostale aus sich hervorgehen lässt, in derselben Weise wie von mehr rostralen Myotomen das Material zum Theil zum Aufbau der Mm. scaleni verwerthet wird. Diese That-

sache ist wichtig, da dieselbe im Gegensatz zu jenen bei den Myotomen steht, aus welchen die hintere Extremität ihren Ursprung genommen hat. Dort ist das ganze Myotom in der Extremitätenanlage aufgegangen, hier hat sich ein Theil des Myotoms an der Bildung der Extremität nicht betheiligt. Von dem fünften Myotom ist diese gesonderte Masse noch in zwei nahe verwandten Gruppen nachzuweisen, von den mehr caudalen Segmenten findet sie sich nur in einer dieser Gruppen wieder.

Ehe ich auf die Beschreibung der Myotomderivate eingehe, muss etwas über die Eintheilung der Extremitätenmuskeln vorangestellt werden.

Jeder der modernen Autoren, welcher sich mit der Muskulatur der Extremität beschäftigt hat, hat der Eintheilung derselben in ventrale und dorsale gefolgt. Als Kriterium der Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Gruppe wurde das Nervensystem herangezogen. Nachdem Paterson (32, 33 darauf hingewiesen hatte, dass der Plexus, aus welchem die Extremitätennerven stammen, sich in einen dorsalen und ventralen Abschnitt sondern lässt, wurden jene Muskeln als dorsale bezeichnet, welche ihre Nerven aus dem dorsalen Theil des Plexus bezogen, während als ventrale Muskeln jene bezeichnet wurden, welche ventrale Elemente des Plexus erhielten. Die Frage, welche Stämme als dorsale und welche als ventrale bezeichnet werden müssen, ist hinsichtlich der motorischen Elemente ziemlich gleichlautend beantwortet; in Bezug auf die sensiblen Elemente besteht nicht immer Übereinstimmung. In einer früheren Abhandlung (2) habe ich auf die Beziehung zwischen dem Vorkommen einer gesonderten ventralen und dorsalen Extremitätenmuskulatur hingewiesen, und auf die Weise, in welcher während der Anlage der Extremität das Myotomenmaterial durch das axiale Blastem in eine dorsale und ventrale Masse getrennt war. Es ist eben diese primitive Lagerungsbeziehung das Hauptmoment, wodurch eine Trennung der Nerven in dorsale und ventrale eingeleitet wird. Auch in dieser Arbeit werde ich die Sonderung der Extremitätenmuskeln in ventrale und dorsale durchführen. Als ventral werden jene aufgefasst, welche innervirt werden vom N. ulnaris, N. medianus, N. musculo-cutaneus, Nn. thoracici anteriores, und dem N. subclavius. Alles Übrige ist dorsale Muskulatur. Ich werde noch oftmals Gelegenheit haben auf diese Unterscheidung der Extremitätenmuskulatur sowohl in genetischer als auch in topographischer Beziehung zurückzukommen. Ich kann mich desshalb hier mit der einfachen Relevirung der Unterscheidung begnügen.

Neben dieser ist aber für eine regelmäßige Beschreibung eine zweite Eintheilung erwünscht, eine Eintheilung, mit der sich besonders in dem kritischen Theil dieser Arbeit leicht operiren lässt. Ich werde nämlich die gesammte Muskulatur eintheilen erstens in solche Muskeln, welche vom Rumpfe zum Extremitätengürtel ziehen und bezeichne ich dieselben als trunco-zonale Muskeln. Weiter in solche, welche vom Extremitätengürtel zum Skelet des Oberarms ziehen. Ich benutze dazu theilweise einen von HAECKEL (18) gefundenen Namen und nenne diese Muskeln zono-stelepodiale. Eine folgende Gruppe wird von den trunco-stelepodialen Muskeln gebildet (EMERY [11] spricht von Stylopodium, eine Benennung, welche von KLAATSCH [21] übernommen ist). Hieran schließen sich jene Muskelindividuen, welche Insertion am Skelet des Vorderarms erlangen und die unter Zuhilfenahme der Nomenklatur von HAECKEL als zono-zeugopodiale und stele-zeugopodiale bezeichnet worden sind. Gleichfalls die HAECKEL'sche Nomenklatur für den nächsten Abschnitt des Extremitätenskelets, den Carpus, als Basipodium benutzend, welchen Namen ich der EMERY'schen Benennung — Mesopodium — vorziehe, unterscheide ich eine stele-basipodiale und eine zeugo-basipodiale Gruppe. Für den folgenden Abschnitt der Extremität wende ich den EMERY'schen Namen Actinalia an, und fasse die daran inserirenden Muskeln als stele- resp. zeugo-actinopodiale Muskeln zusammen. Schließlich sind die an den Phalangen inserirenden Muskeln als stele- resp. zeugo- resp. basi- resp. actino-phalangopodiale Muskeln unterschieden. Als interzeugopodiale Muskeln werden jene bezeichnet, welche in Ursprung und Insertion auf die Vorderarmknochen beschränkt sind. —

Diese natürliche an die Gliederung der Extremität sich anknüpfende Eintheilung der Muskeln erweist sich als vortheilhaft bei der Besprechung der Derivate eines jeden Myotoms, bei der vergleichenden Betrachtung der Derivate sämmtlicher Myotome und bei Vergleichung der Muskeln von vorderer und hinterer Extremität.

A. Metamerologische Thatsachen.

Das fünfte Segment.

a. *Das Myotom.*

Wie alle übrigen hat auch dieses Myotom Theil genommen an der Bildung der Muskelgruppe, welche mit der Extremität keine

Beziehung erlangte, nämlich an der Subvertebral- und an der Scalenusgruppe. Beide Komponenten der erstgenannten Gruppe — der Longus colli und Longus capitis —, welche auch zum vierten Segment in genetischer Beziehung standen, streckten ihr Bildungsniveau bis in das fünfte Segment aus. In diesem Segment befand sich die caudale Grenze vom Bildungsniveau beider Muskeln, denn das sechste war an dem Aufbau derselben nicht mehr betheiligt.

Findet aber am fünften Myotom die subvertebrale Gruppe ihr Ende, so ragt im Gegensatz hierzu ein neuer Muskel mit seiner rostralen Grenze bis in das fünfte Myotom hinein, und zwar der Scalenus anticus. Da ich später die ganze Scalenusgruppe einer besonderen Betrachtung zu unterziehen gedenke, wird auch dort der Koincidenz beider Erscheinungen Rechnung getragen werden. Auch die beiden anderen Komponenten der Scalenusgruppe, der Medius und Posticus bezogen Material aus dem fünften Myotom.

Hinsichtlich der Lagerung zur mesenchymatösen Extremitätenleiste kommt dem fünften Myotom eine besondere Stellung zu. Da es das meist rostrale Myotom ist, das in die Extremitätenleiste hineinwächst, überlagerte es den rostralen Rand dieser Leiste, wodurch dessen dorsale und ventrale Elemente nur theilweise durch das axiale Blastem von einander getrennt sind, weil dieselben um den genannten Rand herum kontinuirlich in einander übergehen. — Das Myotom bildet eine Masse, welche dem rostralen Rand der mesenchymatösen Extremitätenanlage wie eine Kappe aufsitzt. Dieses ursprüngliche Verhältnis können wir, wie später näher aus einander gesetzt wird, von dem Umstand ableiten, dass die ventralen und dorsalen Derivate dieses Myotoms sich auf der Extremität noch in unmittelbarer Berührung mit einander befinden.

Von den dorsalen trunco-zonalen Muskeln war der Rhomboideus und Serratus anticus mit Hilfe dieses Myotoms gebildet. Für den letztgenannten Muskel konnte nachgewiesen werden, dass die Elemente dieses Myotoms sich in diesem Muskel nicht weiter caudal erstreckten, als in der Ursprungszacke von der dritten Rippe.

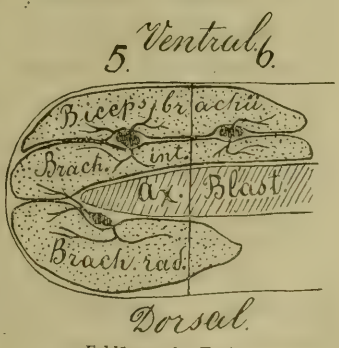
Von den dorsalen zono-stelepodialen Muskeln entlehnten der M. subscapularis, Mm. supra- und infraspinatus, der Teres minor, und der M. deltoides Material von diesem Myotom. Es kennzeichnet sich der erstgenannte durch seinen Ursprung von der inneren Fläche der Scapula. Diese Erscheinung deutet darauf hin, dass das fünfte Myotom nicht nur die mesenchymatöse Matrix des Schultergürtels von außen umwächst, sondern eben so Elemente längs der Innenfläche

von dieser Matrix aussendet, oder mit anderen Worten, dass die Scapula innerhalb des Myotoms zur Differenzirung kommt. Der M. supraspinatus endet in diesem Myotom. Dorsale trunco-stelepodiale Muskulatur geht aus diesem Myotom nicht hervor.

Bei seiner Umwachsung der dorsalen Fläche der Extremitätenleiste lieferte das Material dieses Myotoms einen Beitrag zur Bildung eines stele-zeugopodialen Muskels, und zwar des Brachio-radialis und eines interzeugopodialen Muskels, des Supinator brevis. Weiter distalwärts als vom Processus styloides radii inserirt kein Muskelmaterial des fünften Segmentes am Skelet. Diese Erscheinung giebt uns Grund für die Annahme, dass das fünfte Myotom während seines Umwachsens der Extremitätenleiste ihren Gipfelsaum (hierunter verstehe ich den distalen Rand der Extremitätensprosse) nicht erreichte, sondern sich dorsal nur bis zu derjenigen Stelle des axialen Blastems verschob, wo sich später der Processus styloides radii bildete.

Aus der ventral vom axialen Blastem gelagerten Masse des fünften Myotoms bildete sich als stele-zeugopodialer Muskel der Brachialis internus. Diesem Muskel kommt eine doppelte Innervation zu, er ist ein diploneurer Muskel. Zum größten Theile innervirt vom N. musculo-cutaneus bekommt er gewöhnlich noch einen schwachen Ast vom N. radialis. Man darf wohl sagen, dass diese Innervationsweise ihren Grund findet in der eigenthümlichen Lagerungsbeziehung des fünften Myotoms zur Extremitätenleiste, und diese Lagerung ist im Stande, uns den Innervirungsmodus verständlich zu machen. Wie schon gesagt, umfasst das fünfte Myotom den rostralen Rand der Extremitätensprosse. Um diesen Rand herum hängen dorsale und ventrale Muskelmassen zusammen. Weil das fünfte Myotom, wie ich es nenne, radiales Randmyotom ist, kann es nicht vollständig durch das axiale Blastem in eine ventrale und dorsale Portion getrennt werden. Und dadurch muss sich aus diesem Myotom ein Muskel bilden können, welcher zum Theil aus ventralem Muskelmaterial, zum Theil aus dorsalem sich differenzirt und folglich zugleich durch einen dorsalen und einen ventralen Nervenstamm innervirt ist. — Wir finden dasselbe thatsächlich im M. brachialis internus bestätigt. Das Schema in

Fig. 1.



Erklärung im Text.

Fig. 1 bezweckt dies zu verdeutlichen. Ventral vom axialen Blastem sind die im fünften und sechsten Myotom gelagerten Bildungsmassen des Biceps und des Brachialis internus durchschnitten, die Masse des Brachialis internus nimmt eine tiefere Lage ein, dorsal findet sich die durchschnittene Bildungsmasse des Brachio-radialis angedeutet. Zwischen die Massen des Biceps und Brachialis internus finden sich die ventralen, noch nicht zu dem N. musculo-cutaneus verschmolzenen Äste des fünften und sechsten Spinalnerven, welche Zweige an die beiden Muskeln abgeben, dorsal findet sich der Dorsalast des fünften Spinalnerven angedeutet, gelagert zwischen die Massen des Brachialis internus und Brachio-radialis. Von diesen beiden Muskeln stoßen die Massen unmittelbar an einander, hier ist das fünfte Myotom nicht durch das axiale Blastem in eine ventrale und dorsale Partie getrennt und es geht vom dorsalen Ast des fünften Spinalnerven ein Zweig zur Bildungsmasse des Brachialis internus. Für einen anderen Muskel, welcher sich aus jenem Myotom bildet, das den primitiven rostralen Rand der Extremitätenmasse umfasst, den zono-stelepodialen M. deltoideus, besteht die Möglichkeit, dass auch dieser sich aus ventralen und dorsalen Elementen bildet. Allein die späteren Entwicklungsvorgänge haben sämmtliche Nervenfasern in einen Stamm zusammengedrängt, den N. axillaris, welchem zweifelsohne als ganzer ein dorsaler Charakter zukommt. Es ist aber eine Thatsache zu verzeichnen, welche diese Möglichkeit zum Grad der Wahrscheinlichkeit erhebt. Es ist jene variirte Innervationsweise, wobei die Clavicularportion des Deltoideus thatsächlich von einem ventralen Nerven innervirt ist, und zwar von einem der Nervi thoracici anteriores. In älteren Handbüchern, z. B. Valentin (45, pag. 557), findet man diese Innervationsweise als die normale bezeichnet. Henle stimmt aber Turner (Nat. hist. review 1864, pag. 614) bei, dass es sich hier nur um eine Variation handelt. Über die Häufigkeit dieser Innervationsweise kann ich wenig aussagen; bei meinem Präparat war der Muskel nur vom N. axillaris innervirt. Bei Cercopithecus, bei dem bekanntlich die Clavicularportion des M. pectoralis major sehr schmal ist, die Ursprünge des M. deltoideus sich fast über die ganze Clavicula ausbreiten, finde ich letztgenannten Muskel eben so mit seiner Clavicularportion vom N. thoracicus anterior innervirt. In jenen variirten Zuständen verhält sich der M. deltoides eben so, wie der Brachialis internus. Die ursprüngliche Lagerung des Materials vom fünften Myotom giebt auch hier einen Schlüssel ab zum Verständnis dieser Variation.

Es waren ventrale Elemente des fünften Myotoms weiter in beiden Komponenten des zono-zeugopodialen M. biceps brachii nachzuweisen.

Vergleichen wir, wie weit das fünfte Myotom sich dorsal und ventral über die Extremität ausgedehnt hat, so sehen wir, dass es an der ventralen Seite mit der Insertion des Brachialis internus und Biceps brachii, also am proximalen Ende des Zeugopodium, seine Grenze findet, und dass es an der Dorsalseite mit der Insertion des Brachio-radialis weiter distalwärts bis zum Processus styloides radii fortgeschritten ist.

Im Pectoralis major fand sich das vom fünften Myotom herkömmliche Material nur im zono-stelepodialen Theile, nicht im trunco-stelepodialen Abschnitte, ein Verhalten, das von HERRINGHAM (19) zum ersten Male erörtert und von mir an mehreren Individuen bestätigt worden ist (2).

Zum Schlusse muss noch erwähnt werden, dass auch in den ventralen trunco-zonalen M. subclavius Elemente des fünften Myotoms übergegangen waren.

Fassen wir also kurz die aus dem fünften Myotom hervorgegangenen Muskelindividuen zusammen, so erhalten wir folgende Tabelle.

Aus dem fünften Myotom hervorgegangene Muskeln.

Dorsale Muskeln.

Trunco-zonale: Rhomboideus, Serratus anticus.
Zono-stelepodiale: Subscapularis, Supraspinatus, Infraspinatus, Teres minor, Deltoideus.
Stele-zeugopodiale: Brachio-radialis, Brachialis internus.
Interzeugopodiale: Supinator brevis.

Ventrale Muskeln.

Trunco-zonale: Subclavius.
Zono-stelepodiale: Pectoralis major.
Zono-zeugopodiale: Biceps brachii.
Stele-zeugopodiale: Brachialis internus.

b. *Das Dermatom.*

Das fünfte Dermatom ist ganz der Extremität tributär geworden. Erreichten schon sensibele Fasern des vierten Spinalnerven die Haut der Übergangszone zwischen Rumpf und Extremität, so sind alle

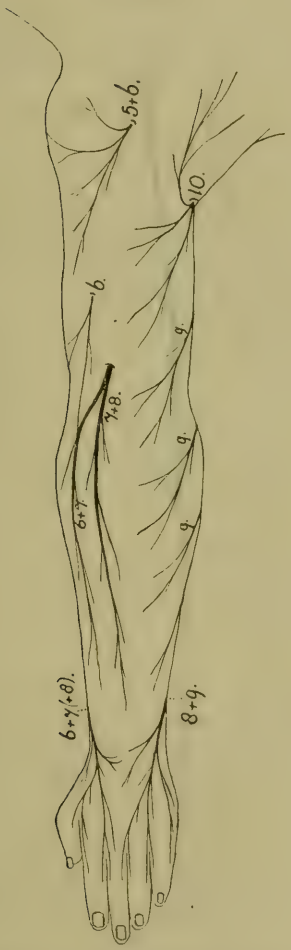
sensibelen Fasern des fünften Spinalnerven (mit Ausnahme desjenigen des R. dorsalis) auf die Extremität übergetreten. Ein Theil derselben war einem ventralen, ein anderer Theil einem dorsalen Nervenstamme angeschlossen. Die dorsalen Fasern fanden sich in der Bahn des N. axillaris, die ventralen in der Bahn des N. cutaneus brachii externus. Erstgenannter Nerv war bei meinem Individuum ein Produkt des fünften und sechsten Spinalnerven, eine Bildungsweise, wie sie von Herringham (19, pag. 432) in 43 Fällen gefunden ist, also in überwiegender Mehrzahl. Die von beiden Spinalnerven herrührenden Fasern waren im Stamme so innig durch einander geflochten, dass eine genaue Trennung derselben nicht durchführbar war. Es spaltete sich der Nerv nach Umbiegung um den Deltoideusrand fächerförmig in ventraler Richtung (Fig. 2). Die zwei oberen Äste bogen sich proximalwärts gegen die Schulter hin.

Eben so wie die dorsalen Fasern waren die ventralen sensibelen Elemente des fünften Spinalnerven jenen des sechsten angeschlossen, um sämmtlich den N. cutaneus brachii externus zu bilden (Fig. 3). Nachdem dieser Nerv die Fascia brachii perforirt hatte, schickte er einen Ast, welcher ausschließlich aus Elementen des fünften Spinalnerven aufgebaut war, in proximaler Richtung ab. Dieser Ast innervirte die Haut über dem Sulcus bicipitalis externus. — Sodann zerfiel der Nerv fast unmittelbar unter seiner Durchtrittsstelle in zwei Äste, welche als ein radialer und ulnarer Ast zu einander gelagert waren. Im Theilungswinkel zwischen beiden Ästen hindurch verlief eine Anastomose zwischen Vena basilica und Vena cephalica humeri. Die Elemente des fünften Spinalnerven fanden sich nur in dem ulnaren Ast, zusammen mit solchen vom sechsten Spinalnerven.

Versuchen wir aus diesen Befunden die Grenze des fünften Dermatoms zu bestimmen, dann bietet nur die distale Grenze Schwierigkeit. Die proximale Grenze fällt zusammen mit der distalen des vierten Dermatoms, so weit dieselbe die Schultergegend überstreicht. — Vergleicht man Fig. 3 meiner ersten Abhandlung (4, pag. 490) mit Fig. 2 dieses Aufsatzes, dann fällt es auf, dass die Hautäste des vierten Spinalnerven und jene des fünften in entgegengesetzter Richtung sich in der Schulterregion verzweigen; die Theilungswinkel des vierten schauen distalwärts, jene des fünften proximalwärts. Dadurch war die Bestimmung der Grenze zwischen dem vierten und fünften Dermatom eine ziemlich leichte. Auch die Bestimmung der Grenzen an der hinteren und vorderen Fläche der Extremität bot keine Schwierigkeit. An der dorsalen Fläche des

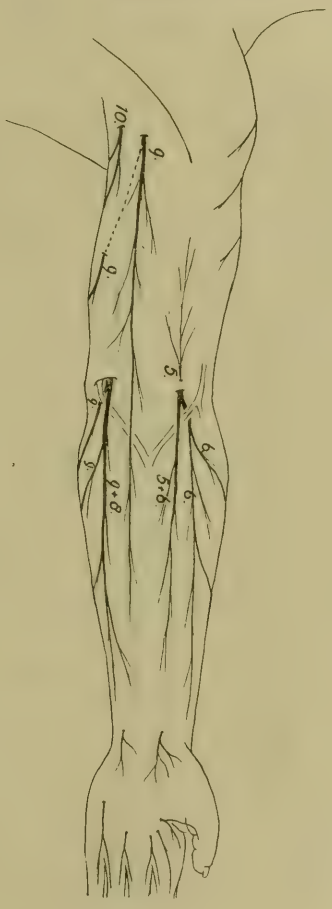
Oberarms doch stießen der Bezirk des N. cutaneus humeri posterior und jener des N. intercosto-humeralis gegen einander. Auch zwischen den Zweigen dieser beiden Nerven bestanden keine makroskopischen Anastomosen, so dass die Grenze des fünften Dermatoms hier mit

Fig. 2.



Dorsalansicht der oberen Extremität mit den Hautnerven.

Fig. 3.

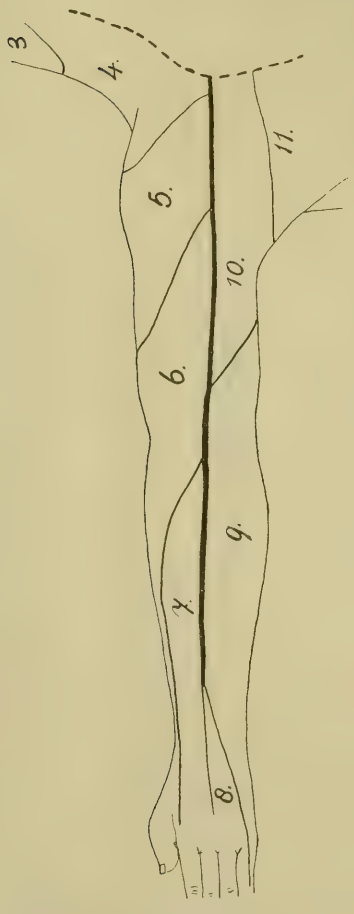


Ventralansicht der oberen Extremität mit den Hautnerven.

jener zwischen N. intercosto-humeralis und N. cutaneus humeri posterior zusammenfallen muss. — Ein gleiches Verhalten war an der ventralen Fläche des Oberarms zu verzeichnen. Hier stieß der monospinale proximalwärts ziehende Ast des N. cutaneus brachii externus und der bispinale ulnar gelagerte distalwärts ziehende Ast

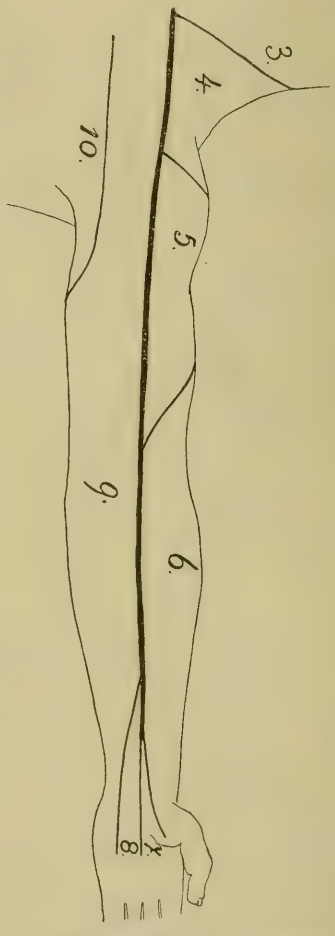
dieses Nerven gegen das Gebiet des N. cutaneus brachii internus minor — ein Produkt des neunten Spinalnerven. Auch hier muss also die Grenze des fünften Dermatoms zusammengefallen sein mit jener zwischen dem N. cutaneus brachii externus und dem N. cutaneus brachii internus minor.

Fig. 4.



Das Dermatomensystem an der Dorsalfläche der oberen Extremität.

Fig. 5.



Das Dermatomensystem an der Ventralfläche der oberen Extremität.

Das fünfte Dermatom streckte sich desshalb über den lateralen Rand des Oberarms aus und griff von hier auf die ventrale und dorsale Fläche über. Die distale Grenze derselben muss gewiss noch die Vorderfläche des Vorderarms theilweise bestrichen haben.

Davon legt der vorerwähnte distalwärts ziehende Ast vom N. cutaneus brachii externus Zeugnis ab. An der dorsalen Fläche muss das Dermatom aber auf dem Oberarme beschränkt gewesen sein, denn die Hautzweige des N. axillaris, des einzigen Nerven, worin dorsale Fasern des fünften Spinalnerven enthalten waren, erreichten den Vorderarm nicht. Es dürfte das fünfte Dermatom also im Großen und Ganzen eine Ausbreitung gehabt haben, wie sie in Figg. 4 und 5 angedeutet worden ist.

Das sechste Segment.

a. *Das Myotom.*

Vergleicht man die Anzahl der Muskeln, welche aus jedem der auf einander folgenden Myotome hervorgehen (vgl. die Tabelle pag. 127), so ist in rostro-caudaler Richtung eine regelmäßige Klimax zu konstatiren. Für das erste Myotom waren acht Muskeln zu verzeichnen, für das zweite, dritte und vierte neun, für das fünfte achtzehn. Beim sechsten Myotom steigert sich diese Anzahl bis dreißig, um im siebenten, wie wir sehen werden, den Kulminationspunkt zu erreichen, um dann schnell wieder auf eine geringe Anzahl herunterzugehen.

Die subvertebrale Muskulatur ist dem sechsten Myotom fremd geblieben, von der Scalenusgruppe bezieht jede der dieselbe zusammensetzenden Komponenten Elemente aus demselben. Alles übrige Material ist zum Aufbau von Extremitätenmuskulatur verwerthet.

Von den dorsalen trunco-zonalen Muskeln hat sich der M. rhomboides noch aus diesem Myotom gebildet und findet in demselben seine caudale Begrenzung, während der M. serratus anticus mit seinem Bildungsniveau noch die ganze Breite dieses Myotoms durchsetzt haben muss, da dasselbe auch noch aus dem siebenten Myotom Material bekommt. Es waren überwiegend die mittleren Portionen dieses Muskels, welche dem sechsten Myotom entstammten. Dieses Myotom hat ferner noch einem trunco-stelepodialen Muskel, dem M. latissimus dorsi, als Ursprung gedient.

Von den zono-stelepodialen Muskeln, welche von der äußeren Fläche des Schultergürtels entspringen und zum sechsten Myotom in genetischer Beziehung stehen, sind zu nennen: der M. infraspinatus, teres minor und deltoideus. Von diesen Muskeln muss die caudale Grenze des Bildungsniveaus in diesem Myotom gelagert gewesen sein, denn keiner von denselben wies Beziehung zum siebenten

Myotom auf. Der zono-stelepodiale Muskel, welcher von der inneren Fläche des Gürtels entspringt — der Subscapularis — weist Elemente des sechsten Myotoms auf und findet in diesem Myotom sein Ende. Weiter hat sich aus demselben noch gebildet der M. teres major, welcher im sechsten Myotom die rostrale Grenze seines Anlageniveaus gehabt haben muss, da der sechste Spinalnerv der erste ist, welcher diesen Muskel innervirt.

An die genannten Muskeln reiht sich ein dorsaler zono-zeugopodialer Muskel an, der M. anconaeus longus, dessen Bildungsniveau sich rostralwärts bis in das sechste Myotom erstreckt haben muss. Hierauf folgen distalwärts von den genannten jene Muskeln, welche die verschiedenen Glieder vom Skelet der freien Extremität gegenseitig verbinden. Es kommen erstens die stelepodialen Muskeln in Betracht. Davon sind zu erwähnen der schon mit Hilfe des fünften Myotoms gebildete stele-zeugopodiale M. brachio-radialis, dessen Bildungsniveau in diesem Myotom endete und der Anconaeus externus, der in dem sechsten Myotom anfängt. Das sechste Myotom hat aber noch Beziehungen bekommen mit der dorsalen Fläche weiter distalwärts liegender Skeletabschnitte, davon legen die beiden stele-actinopodialen Musculi extensores carpi radiales Zeugnis ab, welche beide Elemente dieses Myotoms in sich fassten.

Von den interzeugopodialen Muskeln, welche sich aus dem sechsten Myotom bilden, ist der schon bei dem fünften Myotom erwähnte M. supinator brevis zu verzeichnen.

Als neuer Hinweis, dass das sechste Myotom sich weiter distalwärts über die Extremitätenleiste ausgedehnt hat, als das vorhergehende, ist der Umstand anzuführen, dass aus diesem Myotom auch eine zeugopodiale Muskelgruppe ihren Ursprung genommen hat. Es fand sich doch Material dieses Myotoms in dem zeugo-actinopodialen M. abductor pollicis longus, und in dem zeugo-phalangopodialen M. extensor pollicis brevis. —

Von dem ventralen Muskelmaterial dieses Myotoms ist nichts in einen trunco-zonalen Muskel übergegangen. Jener Theil desselben, der in den M. pectoralis major übergetreten ist, fand sich wieder, theils in der Clavicularportion, theils in der Costo-sternalportion des Muskels. Während also einem Abschnitt derselben ein trunco-stelepodialer Charakter zukommt, war ein anderer Abschnitt zono-stelepodialer Natur. Letzterer Charakter kommt eben so jenem Theil des Myotoms zu, der in den M. coraco-brachialis übergetreten ist. — Schließlich sind noch als aus diesem Myotom hervorgegangene ven-

trale Muskeln, welche vom Gürtel entspringen, die beiden Köpfe des zono-zeugopodialen M. biceps brachii zu verzeichnen.

Wie an der dorsalen Fläche aus diesem Myotom sich Muskelbündel anordnen, welche den Humerus mit den sich anschließenden distalen Skeletabschnitten verbinden, so bilden sich auch an der Ventralfläche Muskelzüge aus, welche eine Brücke zwischen Humerus und den distalen Skeletgliedern darstellen. Als schon bekannter stele-zeugopodialer Muskel ist der M. brachialis internus anzuführen, welcher als dimerer Muskel aus dem fünften und sechsten Myotom sich differenzirt hat. Als neues, dem sechsten Myotom tributäres Gebilde mit gleichen Lagerungsverhältnissen ist der Pronator teres zu nennen, welcher bei meinem Individuum nicht zweiköpfig war, sondern ausschließlich vom Humerus Ursprung nahm. Wie an der Dorsalfläche gab das Myotom auch an der Ventralfläche Material an die stele-actinopodiale Gruppe, und zwar an den M. flexor carpi radialis ab.

Den einzigen ventralen interzeugopodialen Muskel, den M. pronator quadratus, wies dieses Myotom als seinen meist rostralen auf, während andere Elemente desselben in den zeugo-phalangopodialen M. flexor pollicis longus übergetreten sind.

Die letzten ventralen Muskeln, welche Beziehungen zum sechsten Myotom aufwiesen, sind jene, welche an der radialen Seite der Hand vom Ligamentum Carpi transversum entspringen und zwar der basi-actinopodiale M. opponens pollicis und die basi-phalangopodialen Musculi abductor et flexor pollicis brevis.

Wir fassen die aus dem sechsten Myotom hervorgegangenen Muskeln wieder tabellarisch zusammen.

Aus dem sechsten Myotom hervorgegangene Muskeln.

Dorsale Muskeln.

Trunco-zonale: Rhomboideus, Serratus anticus.
Trunco-stelepodiale: Latissimus dorsi.
Zono-stelepodiale: Infraspinatus, Teres minor, Deltoideus, Subscapularis, Teres major.
Zono-zeugopodiale: Anconaeus longus.
Stele-zeugopodiale: Brachio-radialis, Anconaeus externus.
Stele-actinopodiale: Extensor carpi radialis longus, Extensor carpi radialis brevis.
Interzeugopodiale: Supinator brevis.

Zeugo-actinopodiale: Abductor pollicis longus.
Zeugo-phalangopodiale: Extensor pollicis brevis.

Ventrale Muskeln.

Trunco-stelepodiale: Pectoralis major.
Zono-stelepodiale: Pectoralis major, Coraco-brachialis.
Zono-zeugopodiale: Biceps brachii cap. longum et breve.
Stele-zeugopodiale: Brachialis internus, Pronator teres.
Stele-actinopodiale: Flexor carpi radialis.
Interzeugopodiale: Pronator quadratus.
Zeugo-phalangopodiale: Flexor pollicis longus,
Basi-actinopodiale: Opponens pollicis.
Basi-phalangopodiale: Abductur pollicis brevis, Flexor pollicis brevis.

b. *Das Dermatom.*

Von den mehr ausgiebigen Beziehungen, in welchen das sechste Segment zur Extremität steht als das fünfte, legt auch der sensibele Theil der Spinalnerven Zeugnis ab, da dessen Fasern sich in einer lang ausgezogenen Zone, welche sich bis zum Fingerballen ausdehnt, in der Haut verbreiten. Wir müssen auch hier wieder vom morphologischen Princip der Trennung in ventrale und dorsale Elemente ausgehen. Wenden wir uns erst zu den dorsalen Fasern.

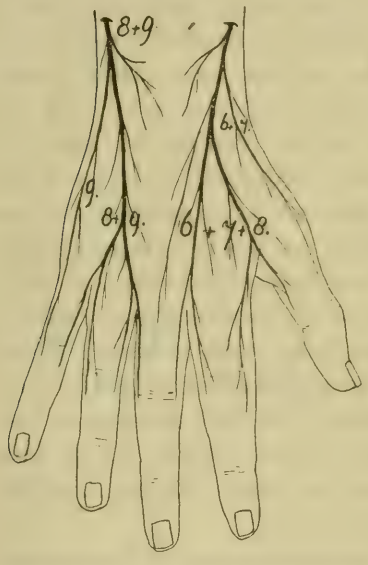
Dieselben sind mehreren Bahnen angeschlossen. Eine geringe Anzahl derselben verlief in der Bahn des N. axillaris, und wird durch diesen Tractus zur Haut an den Außenrand des Oberarms geschickt. Oben ist schon darauf hingewiesen, dass wir in dem Bezirk dieses Nerven die Grenze zwischen dem fünften und sechsten Dermatom nicht genau topographisch bestimmen konnten, da die Fasern des fünften und sechsten Spinalnerven im Stamme des Axillaris, dort wo dieser Nerv dem Collum chirurgicum anlag, so innig sich durchflechten, dass an eine Auffaserung nicht zu denken war. Thatsächlich können wir also nur das sagen, dass das Ausbreitungsgebiet des N. cutaneus humeri posterior theilweise in das fünfte, theilweise in das sechste Dermatom fällt. Wir sind der Ansicht, dass von demselben der distale Abschnitt dem sechsten Dermatom zugehörig ist. Diese Anschauung wird durch den Befund bestätigt, dass längs einer anderen Bahn ein Theil der sensibelen Fasern vom sechsten Spinalnerven sich in der Haut, an der dorsalen distalen Fläche des Oberarms verästelte. Diese Fasern waren dem Radialisstamme angeschlossen. Sie spalteten sich von diesem Stamme ab und kamen

zwischen dem Anconaeus externus und dem Brachio-radialis unter der Haut zum Vorschein (Fig. 2). Der Nerv verzweigt sich lateral vom Oberarm und tritt weiter abwärts in Verbindung mit einem Ast des N. cutaneus brachii posterior inferior. Wir finden also an der Dorsalfläche des Oberarms den ganzen disto-lateralen Bezirk vom sechsten Spinalnerven innervirt. Wie aus Fig. 2 ersichtlich ist, fehlte an meinem Präparat ein selbständiger N. cutaneus brachii posterior superior. Damit war aber die Zahl der dorsalen sensibelen Elemente vom sechsten Spinalnerven nicht erschöpft. Ein Theil derselben hat sich der Bahn des N. cutaneus brachii posterior inferior an Fasern des siebenten und achten Spinalnerven angeschmiegt. Sobald dieser Nerv die Fascia brachii durchbohrt hatte, spaltete er sich in zwei Äste, welche einander annähernd parallel sich bis zum Handgelenk erstreckten. Die Fasern des sechsten Spinalnerven fanden sich nur in dem von diesen beiden radial gelagerten, jenem Ast, mit welchem sich der höher austretende Ast des Radialis verband. Es gelang, letztgenannten Nerv aus seiner Verbindung loszulösen und zu beobachten, dass er sich in der Haut an dem proximalen Theile des Vorderarms verlor. In dem radialen Ast des N. cutaneus brachii posterior inferior selber war eine Trennung der Elemente vom sechsten und siebenten Spinalnerven nicht mehr durchführbar. Überdies hatte ich mir nur den Ast als Ganzes durch einen gefärbten Faden markiren können, da er sich nicht mehr dichotomisch theilte, sondern sich durch Absendung feinerer Ästchen in beiden Richtungen auflöste. Von zwei derartigen proximalen Ästchen konnte ich die Herkunft vom sechsten Spinalnerven feststellen. Andere Fasern desselben zogen im Hauptaste weiter distalwärts.

Ein anderer Theil der dorsalen sensibelen Elemente des sechsten Spinalnerven blieb dem Radialisstamme getreu, um sich später dem Ramus superficialis dieses Nerven anzuschließen, und so in die Haut an der Dorsalfläche der Hand zu gelangen. Fig. 6 bringt die Verästelungsweise dieses Nerven zur Anschauung. Wie im N. cutaneus brachii posterior inferior, so finden sich auch im Handrückenast des N. radialis die Elemente des sechsten Spinalnerven jenen des siebenten und achten angeschlossen. Vom achten treten die sich mitbetheiligenden Fasern quantitativ stark in den Hintergrund. Es ist mir leider nicht gelungen, die Bezirke der Spinalnerven an der Hand genau zu bestimmen. Nur der allgemeine Charakter der metameren Innervation lässt sich aus demjenigen, was ich habe feststellen können, ableiten. Der Ramus superficialis e radialis spaltet

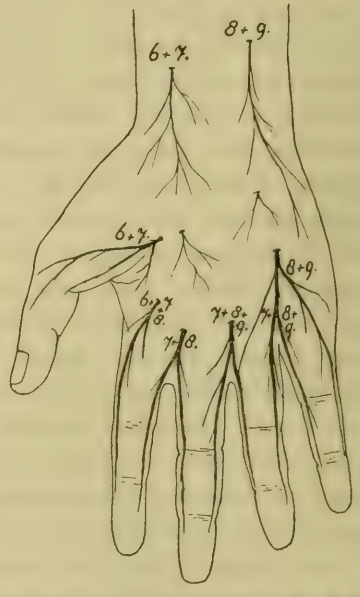
sich, nachdem er die Sehne des M. brachio-radialis passirt hat, in drei Äste (Fig. 6), einen radialen, der die radiale Seite des Daumens entlang verlief, einen ulnaren, welcher sich fächerförmig über die radiale Hälfte des Handgelenkes ausbreitet, und einen mittleren, der nach wiederholter Spaltung die einander zugekehrten Ränder vom ersten, zweiten und dritten Finger innervirte. Es gelang mir nur festzustellen, dass der erstgenannte Nerv aus Fasern des sechsten und siebenten Spinalnerven zusammengesetzt war, der zweitgenannte aus solchen vom siebenten und achten, und der letztgenannte aus

Fig. 6.



Die Hautnerven an der Dorsalfläche der Hand.

Fig. 7.



Die Hautnerven an der Volarfläche der Hand.

solchen vom sechsten und siebenten, und vielleicht daneben noch eine geringe Zugabe vom achten Spinalnerven empfing. Dieses war aber streitig. Die Mischung der Spinalfasern in den Fingernerven ist eine so innige, dass eine Abgrenzung der metameren Bezirke unausführbar ist, wozu außerdem die reiche federartige Verästelung der Nerven das Ihrige beiträgt. Auf die Frage, wo liegt auf der Dorsalfläche der Hand die Grenze zwischen dem sechsten und siebenten Dermatom, muss ich die Antwort schuldig bleiben. Nur ist es sicher, dass diese Grenze die ulnare Seite des Mittelfingers nicht erreicht. Aus dem Umstand, dass den sensibelen Fasern

des siebenten Spinalnerven das Übergewicht in dem angedeuteten Bezirk des R. superficialis nervi radialis zukam, darf man supponiren, dass dem sechsten Spinalnerven darin die kleinere — und auf Grund anderweitiger Erscheinungen, — die radial gelagerte Hälfte zukam.

Die ventralen sensibelen Fasern des Spinalnerven waren zwei Nervenbahnen angeschlossen. Wie schon erwähnt, war ein Theil dem N. cutaneus brachii externus in Verbindung mit Fasern des fünften Spinalnerven angeschlossen. Wie aus Fig. 3 erhellt, entstanden aus diesem Hautnerven ein proximalwärts ziehender ganz vom fünften Spinalnerven ableitbarer Ast und zwei distalwärts verlaufende Äste, von welchen der ulnar gelagerte ein Mischprodukt von Fasern des fünften und sechsten Spinalnerven war, und der radial gelagerte nur Fasern des letzteren führte. Dieser Ast innervirt den radialen Rand des Vorderarms.

Ein anderer Theil der ventralen sensibelen Fasern des sechsten Spinalnerven war dem N. medianus angeschlossen, und wurde durch diesen Nerv zur Haut der Hand geleitet. Diese Fasern gingen theils in den Ramus palmaris dieses Nerven über, theils in jene Fingeräste, welche den Daumen und die Radialseite des Zeigefingers innervirten. Im R. palmaris und in den Daumennerven waren sie mit sensibelen Fasern vom siebenten Spinalnerven gemischt, in dem Nerv für den Zeigefinger mit solchen vom siebenten und achten. Auch an der Palmarfläche war keine genauere Bestimmung der Grenze vom sechsten Dermatom möglich. Nur kann man sagen, dass der sechste Spinalnerv sich nicht weiter ulnarwärts ausbreitete als bis zum Index (Fig. 7).

Versuchen wir jetzt aus den mitgetheilten Befunden die Lagerung des sechsten Dermatoms zu bestimmen. Proximal hat dasselbe seine proximale Grenze mit dem distalen des fünften gemein (Fig. 4 und 5). Distalwärts streckt dasselbe bis zum distalen Ende der Finger aus. Es erübrigt uns also noch die zwei Seitengrenzen zu bestimmen. An der Ventralfläche des Vorderarms setzt die ventrale Grenze die Verlaufsrichtung der gleichen Grenze des fünften Dermatoms fest, und verläuft ungefähr über die Mitte des Vorderarms. Dies war leicht zu bestimmen, da ulnar von der Mittellinie des Vorderarms der neunte Spinalnerv mittels des N. cutaneus brachii internus minor — der bei meinem Präparat fast bis zum Pulse reichte, — zur Haut gelangte. Desshalb war die Dermatomengrenze hier von selbst durch die Grenze zwischen den Bezirken vom N. cutaneus

brachii internus minor und N. cutaneus brachii externus gegeben. Weiter abwärts verläuft die Grenze zur Palmarfläche der Hand, durch das Gebiet des Ramus palmaris nervi mediani, um in der Richtung des Zeigefingers zu enden.

An der dorsalen Fläche des Vorderarms muss die Grenze über das Gebiet des radialen Astes vom N. cutaneus brachii posterior inferior verlaufen, um von dort an die Dorsalfläche der Hand zu gelangen und sich in ihrer radialen Hälfte zu verlieren (Fig. 4).

Dem sechsten Dermatom kommt mit seiner größeren Ausbreitung auch eine typische andere Form als dem fünften zu. Es sitzt, so zu sagen, wie eine Schiene dem radialen Rand des Vorderarms auf, dabei mehr die ventrale als die dorsale Fläche überdeckend. Um den radialen Rand der Hand herum überdeckt es weiter distal eben so die dorsale und die ventrale Fläche der Hand theilweise. — So weit wir es bis jetzt erkannt haben, können wir also sagen: der ganze radiale Rand der oberen Extremität wird vom fünften und sechsten Spinalnerven derart innervirt, dass erstgenanntem Nerven ein proximaler Bezirk zukommt, der sich bei meinem Individuum etwa bis zur Articulatio cubiti ausdehnt, während letztgenannter sich unmittelbar distal hieran anschloss.

Das siebente Segment.

a. *Das Myotom.*

Die Anzahl der Muskelindividuen, welche diesem Myotom Bildungsmaterial entliehen haben, hat sich bis 34 gesteigert.

Jeder der drei Scaleni wies eine Innervation aus dem Spinalnerven auf, was für uns der Beweis ist, dass von dem in Rede stehenden Myotom Material in jeden dieser Muskeln übergegangen war. Alles Übrige war der Extremitätenmuskulatur einverleibt. Fangen wir wieder mit der dorsalen Muskulatur an. Als einziger trunco-zonaler Muskel, welcher in genetischer Beziehung zum siebenten Myotom steht, ist der M. serratus anticus zu nennen. Das Material dieses Myotoms fand sich in dem genannten Muskel in den unteren Ursprungszacken wieder. Hiermit kommt die segmentale Anlage der dorsalen trunco-zonalen Muskelgruppe zum Abschluss, da vom achten und neunten Myotom keine Bestandtheile in diese Gruppe übergetreten sind. Das Bildungsniveau dieser Gruppe, welche aus den M. levator scapulae, rhomboideus, serratus anticus, an welche man noch die aus den Cervicalmyotomen stammende Portion des M.

trapezius hinzufügen kann, zusammengesetzt ist, streckt sich also kontinuirlich vom dritten bis zum siebenten Segment aus.

Ein anderer Abschnitt dieses Myotoms ist in den dorsalen trunco-stelepodialen M. latissimus dorsi übergetreten. Welche Lagerung dem diesem Myotom entstammenden Gewebe im Muskel zukommt, habe ich nicht auffinden können. Muskeln, welche den dorsalen Abschnitt des Schultergürtels mit dem Stelepodium verbinden, sind aus diesem Myotom nicht hervorgegangen, wohl ein solcher, welcher von der Scapula Ursprung nehmend, an der Ulna sich festheftet, der zono-zeugopodiale M. anconaeus longus. An denselben reihen sich in distaler Richtung fortschreitend drei stele-zeugopodiale Muskeln an, nämlich der Anconaeus externus, dessen Bildungsniveau in diesem Myotom endet, und daneben zwei, für welche umgekehrt dieses Myotom das meist rostrale darstellt, woraus sie Bildungsmaterial beziehen und zwar der M. anconaeus internus und quartus. Auch die dorsalen stele-actinopodialen Muskeln, der M. extensor carpi cordialis longus et brevis und der M. extensor carpi ulnaris nahmen theilweise aus dem siebenten Myotom Ursprung, mit dem Unterschiede jedoch, dass vom Bildungsniveau der erstgenannten Muskeln die caudale Grenze, von jenem der zweitgenannten die rostrale Grenze in dieses Myotom fiel. Eine andere dorsale Muskelportion dieses Myotoms, welche sich einerseits am Stelepodium festheftet, war mit noch weiter distalwärts gelegenen Skeletabschnitten in Beziehung getreten und fand sich in den stele-phalangopodialen Extensor digitorum communis und Extensor digiti quinti.

Als letztes betheiligendes Myotom fungirt das siebente für den interzeugopodialen M. supinator brevis, da dieser Muskel nicht mehr in genetischer Beziehung steht zum achten Myotom.

Ein Theil der Dorsalportion des in Rede stehenden Myotoms hat sich in Muskeln umgebildet, welche das Zeugopodium mit mehr distalen Abschnitten des Extremitätenskelettes verbinden. Der einzige zeugo-actinopodiale Muskel, der M. abductor pollicis longus, kommt in diesem Myotom zum Abschluss. Das Gleiche kann von den beiden dorsalen zeugo-phalangopodialen Muskeln, dem M. extensor pollicis longus und Extensor pollicis brevis gesagt werden. Letztgenannter Muskel ist desshalb interessant, weil von demselben nur eine Innervation aus dem siebenten Spinalnerven nachgewiesen werden konnte, der Muskel also bei meinem Präparat einen der wenigen monomeren Muskeln darstellte. Zum Schlusse ist noch als

dorsaler, aus diesem Myotom gebildeter Muskel, der zeugo-phalangopodiale M. indicator proprius zu nennen.

Von den ventralen Muskeln, welche sich aus dem siebenten Myotom gebildet haben, ist, wenn wir wieder am proximalen Abschnitt der Extremität anfangen, erstens der trunco-zonale M. pectoralis minor zu nennen, welchem Muskel wir bei diesem Myotom zum ersten Male begegnen. An diesen schließt sich der M. pectoralis major an. Während der Theil des fünften Myotoms, welcher in diesen Muskel übergetreten war, sich gänzlich zu einem zono-stelepodialen Muskelzug umbildete, jener des sechsten zum Theil zono-stelepodialer, zum Theil trunco-stelepodialer Natur geworden war, war das vom siebenten Myotom herkömmliche Material nur in der Portio sterno-costalis des Muskels anwesend, war also ausschließlich trunco-stelepodialer Natur.

Es ist nur ein zono-stelepodialer Muskel zu verzeichnen, welcher in genetischer Beziehung zum siebenten Myotom steht, der M. coracobrachialis. Und damit findet die ganze hochdifferenzirte Gruppe der zono-stelepodialen Muskeln die Abgrenzung ihrer Anlagecentren schon im siebenten Myotom. Kontraktile Elemente des achten oder neunten Myotoms sind dieser Gruppe fremd geblieben. Dies weist uns darauf hin, dass eine intensive Differenzirung nicht nothwendig mit einer extensiven Ausdehnung des Anlageniveaus verknüpft zu sein braucht.

Es sind mehrere diesem Myotom verwandte Muskeln vorhanden, welche das Stelepodium mit distalen Abschnitten des Gliedmaßenskelettes verbinden. Als solche sind zu verzeichnen der stele-zeugopodiale M. pronator teres, der stele-actinopodiale M. flexor carpi radialis und weiter der M. palmaris longus und Flexor digitorum communis sublimus. Die zwei erstgenannten finden in diesem Myotom ihr Ende, während für die beiden letztgenannten das siebente Myotom das erste ist, das sich an ihrer Bildung betheiligt.

Ziehen wir weiter distalwärts, so ist als zum siebenten Myotom in Beziehung stehend zu verzeichnen der interzeugopodiale M. pronator quadratus und weiter der zeugo-phalangopodiale M. flexor pollicis longus, dessen Anlageniveau in diesem Myotom seine caudale Grenze hat, und der ebenfalls zeugo-phalangopodiale M. flexor digitorum profundus, von welchem die rostrale Grenze des Bildungscentrums in diesem Myotom sich findet.

Dieses Myotom hat ausgiebige Beziehungen mit der eigentlichen Muskulatur der Hand bekommen. Für die drei Thenarmuskeln, den

Flexor, Abductor brevis und Opponens pollicis konnten, wie erwähnt, Beziehungen zum sechsten Myotom nachgewiesen werden. Und es zeigte sich, dass jeder dieser Muskeln Material vom siebenten in sich fasste. Außerdem aber war eine gleiche genetische Herkunft aus dem siebenten Myotom mit Sicherheit für den Flexor brevis und Opponens digiti V festzustellen, nicht für den Abductor des Kleinfingers, der durch den achten und neunten Spinalnerven innervirt war.

Ich habe mir vergebens große Mühe gegeben, die spinale Innervation der M. lumbricales, der Interossei und des Adductor pollicis zu bestimmen. Es war aber durchaus unmöglich. Das Einzige, was ich habe bestimmen können, ist, dass der sechste Spinalnerv die Interossei nicht innervirte, was daraus hervorgeht, dass aus diesem Nerven keine Fasern in den Stamm des N. ulnaris übertraten. Weiter, dass eben so der neunte Spinalnerv sich an der Innervation dieser Muskelgruppe nicht betheiligt hat, wesshalb auf eine Abwesenheit von Material des neunten Myotoms in diesen Muskeln zu schließen war. Auch dieser Befund war nicht schwer zu entdecken, da die motorischen Fasern des neunten Spinalnerven ziemlich locker dem Ulnarisstamme angeschlossen waren, und so weit dieselben nicht zu den später zu erwähnenden Muskeln zogen, sich sämmtlich in den Nerven für den M. abductor digiti quinti umbogen. Ich konnte nur feststellen, dass der R. profundus des Ulnaris nach Abgabe der Zweige für die Hypothenarmuskeln aus Fasern des siebenten und achten Spinalnerven zusammengesetzt war und dass darin jene des achten bei Weitem die Mehrzahl bildeten.

Es gelang mir nicht, diese Fasern in peripherer Richtung von einander zu trennen oder eines der Muskelästchen centralwärts vom gemeinschaftlichen Stamme so weit zu sondern, dass ich die spinale Herkunft bestimmen konnte. Dies rührte davon her, dass sich die Elemente der verschiedenen Muskelästchen unmittelbar, nachdem sie den gemeinschaftlichen Stamm erreicht hatten, so innig mit den Elementen der anderen Zweige verflochten waren, dass von einer Trennung gar nicht die Rede sein konnte. Ich fand hier dieselben unüberwindlichen Schwierigkeiten, wie beim peripheren Theil des Hypoglossus, wo sich eben so die Elemente der Spinalnerven für die Zungenmuskeln untrennbar mit den Fasern des Hypoglossus durch einander gemischt hatten.

Meine Angabe kann desshalb nicht weiter gehen, als dass die vom R. profundus nervi ulnaris innervirten Muskeln zum größten

Theil aus dem achten Myotom herkömmlich waren, daneben aber auch zum siebenten Myotom in genetischer Beziehung standen.

Auch für die beiden vom N. medianus innervirten radialen Lumbricalmuskeln konnte ich die metamere Herkunft nicht feststellen. Bei einem Vergleich der Innervirungsweise der ulnaren und radialen Lumbricalmuskeln springt ein Unterschied sofort ins Auge. Die vom N. ulnaris innervirten Muskelchen empfangen ihre Nerven vom Ramus profundus aus, d. h. vom Muskelast, und die Nerven treten an der Unterseite in den schlanken Muskelbauch ein. Dagegen werden die beiden radialen Lumbricales von den Fingerhautästen des Medianus aus innervirt, die Eintrittsstelle der Nerven findet sich an der oberen Fläche der Muskelchen. Aber wie schon erwähnt, mischten sich die Elemente mehrerer Spinalnerven sehr innig in den sensibelen Endästen des Medianus, warum auch die metamere Herkunft der beiden Lumbricalmuskeln nicht erforscht werden konnte.

In untenstehender Tabelle findet man systematisch die mit dem siebenten Myotom verwandten Muskeln angeordnet.

Aus dem siebenten Myotom hervorgegangene Muskeln.

Dorsale Muskeln.

Trunco-zonale: Serratus anticus.
Trunco-stelepodiale: Latissimus dorsi.
Zono-zeugopodiale: Anconaeus longus.
Stele-zeugopodiale: Anconaeus externus, Anconaeus internus, Anconaeus quartus.
Stele-actinopodiale: Extensor carpi radialis longus, Extensor carpi radialis brevis, Extensor carpi ulnaris,
Stele-phalangopodiale: Extensor digitorum communis, Extensor digiti quinti.
Interzeugopodiale: Supinator brevis.
Zeugo-actinopodiale: Abductor pollicis longus.
Zeugo-phalangopodiale: Extensor pollicis longus, Extensor pollicis brevis, Indicator proprius.

Ventrale Muskeln.

Trunco-zonale: Pectoralis minor, Pectoralis major.
Zono-stelepodiale: Coraco-brachialis.
Stele-zeugopodiale: Pronator teres.
Stele-actinopodiale: Flexor carpi radialis.

Stele-phalangopodiale: Palmaris longus, Flexor digitorum communis sublimus.
Interzeugopodiale: Pronator quadratus.
Zeugo-phalangopodiale: Flexor pollicis longus, Flexor digitorum communis profundus.
Basi-actinopodiale: Opponens pollicis, Opponens digiti V.
Basi-phalangopodiale: Flexor pollicis brevis, Abductor pollicis brevis, Flexor digiti V.
Actino-phalangopodiale: Mm. interossei externi et interni, Adductor pollicis.

b. *Das Dermatom.*

Ehe ich die Verbreitung der sensibelen Elemente des Ramus ventralis bespreche, muss ich den Befund mittheilen, dass es mir nicht gelungen ist, in dem Ramus dorsalis des siebenten Spinalnerven derartige Fasern nachzuweisen. Der Ast endete in der dorsalen Muskulatur, ohne einen Zweig zur Haut zu schicken. Ich suchte in der Litteratur der menschlichen Anatomie vergebens eine derartige Angabe. Wohl finde ich in der Figur, welche Henle der Arbeit von Rüdinger entlehnt hat, weniger dorsale Hautäste angegeben, als mit der Spinalnervenzahl übereinstimmt, aber ein Fehlen besonderer Rami cutanei dorsales erwähnt der Autor nicht.

Bourgery (5), Sappey (38) und Swan (42) geben nur an, dass der Ramus dorsalis des vierten und fünften Lumbalnerven keinen Hautast abgiebt, wie ich es auch bei meinem Individuum gefunden habe, sprechen aber nicht von dem siebenten Spinalnerven. Sofort muss hinzugefügt werden, dass auch der achte Spinalnerv diese Eigenthümlichkeit zeigte. Das Experiment hat aber bei Thieren das Fehlen dieser Hautäste schon lange zu Tage gefördert. Türck nämlich macht (44, pag. 314) die Angabe, dass beim Hunde der sechste, siebente, achte und neunte Spinalnerv in ihren R. dorsalis keine Elemente zur Haut schicken. Es scheint auch bei Macacus rhesus etwas Derartiges aufzutreten. Denn in dem Experiment, das Sherrington (40, pag. 692) mittheilt, sagt er, dass der Bezirk des zweiten Thoracalnerven an jenen des vierten Cervicalnerven stößt. (Der fünfte Cervical- bis erste Thoracalnerv waren durchschnitten[1].)

[1] Beim Abschluss dieser Abhandlung (medio Januar '98) steht mir die zweite Arbeit von Sherrington (über die Hautnervenbezirke oberhalb des ersten Thoracalnerven) noch nicht zur Verfügung.

Die sensibelen Fasern des siebenten Spinalnerven haben sich der Bahn des Radialis und des Medianus angeschlossen. Außerdem waren dem Ulnaris wenige sensibele Fasern dieses Spinalnerven einverleibt, welche durch den Ramus superficialis zu der Haut der Finger gelangten.

Jene Fasern, welche den N. radialis zusammensetzen helfen, trennten sich von diesem Tractus an zwei Stellen. Ein Theil derselben spaltete sich vom Hauptstamme mit dem N. cutaneus brachii posterior inferior ab, ein anderer Theil ging in den R. superficialis des N. radialis über. Wie gesagt und aus Fig. 2 ersichtlich ist, spaltet sich der N. cutaneus brachii posterior inferior unmittelbar nach Durchbohrung der Fascia brachii in zwei Äste. Der von diesen zwei radial verlaufenden war zusammengesetzt aus Fasern des sechsten und siebenten Spinalnerven, während der mehr ulnarwärts gelagerte fast ausschließlich aus Elementen des siebenten Spinalnerven zusammengesetzt war. Es fanden sich aber wenige Fasern des achten Spinalnerven demselben angeschlossen.

Oben haben wir aus einander gesetzt, welchen Theil des Ausbreitungsgebietes dieses Hautnerven wir dem sechsten Dermatom vermeinten zuertheilen zu müssen. Es bleibt die Frage zu beantworten übrig, wo der Bezirk gelagert war, in dem sich die wenigen Fasern des achten Spinalnerven verbreiteten. Der übrige Theil des gesammten Bezirks würde dann dem siebenten Dermatom zufallen. Wie sich später zeigen wird, fanden die übrigen sensibelen Fasern der achten Spinalnerven ihr peripheres Endgebiet sämmtlich an der Hand oder in der Pulsregion, sowohl dorsal als palmar. Ich glaube nun nicht weit fehl zu greifen, wenn ich meine, dass eben so die wenigen Elemente aus dem achten Spinalnerven, welche dem ulnaren Ast des Cutaneus brachii posterior inferior angeschlossen waren, zum meist distalen Theil des Bezirkes dieses Hautnerven zogen und ihr Endgebiet an der Dorsalfläche des Pulses fanden. Dann schließt sich, wie sich später zeigen wird, ihr Gebiet unmittelbar jenem der dorsalen Elemente des achten Spinalnerven, welche der Bahn des N. ulnaris entlang die Haut erreichen, an. Aus diesen Überlegungen folgt, dass das siebente Dermatom auf der dorsalen Fläche des Vorderarmes im Großen und Ganzen einen Hautbezirk bestreicht, wie es in Fig. 4 angedeutet ist.

Die übrigen dorsalen sensibelen Elemente der siebenten Spinalnerven zogen in der Bahn des Ramus superficialis nervi radialis peripherwärts. Dieser Nerv führte, wie Fig. 6 zeigt, noch Fasern

des sechsten Spinalnerven und daneben wenige vom achten Spinalnerven. Wie schon gesagt, war auf der Hand die Grenze zwischen dem Gebiete des sechsten und siebenten Dermatom nicht zu bestimmen. Die Faserfusion war eine zu intensive. Vielleicht darf die Grenze in der Richtung des Zeigefingers sich verloren haben. Obwohl die Grenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom eben so wenig genau zu bestimmen war, ist hier doch eine gewisse Präcisirung möglich. Der Handrücken war normaler Weise vom R. dorsalis nervi ulnaris und R. superficialis nervi radialis innervirt, deren Bezirke in der Mittellinie des Handrückens und des Mittelfingers an einander stießen. Im R. dorsalis nervi ulnaris fanden sich keine sensibelen Elemente des siebenten Spinalnerven, nur solche vom achten und neunten. Dagegen fanden sich im R. superficialis nervi radialis nur wenige Fasern des achten Spinalnerven. Mit Bestimmtheit kann man desshalb schließen, dass das Dermatom des siebenten Spinalnerven auf dem Handrücken ulnarwärts den Mittelfinger nicht überschritten hat, dass die Grenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom ungefähr in der Mitte des Handrückens verlaufen haben muss. Wie weit ich die Auffaserung des R. superficialis nervi radialis habe bewerkstelligen können, zeigt Fig. 6 genügend. Es war nur fraglich geblieben, ob noch Fasern des achten Spinalnerven diesem Nerv entlang in die eigentlichen Fingernerven gelangten. Über die ganze Ausdehnung des siebenten Dermatoms auf der Dorsalfläche der oberen Extremität orientirt Fig. 4.

Die ventralen Elemente des siebenten Spinalnerven waren mit wenigen Ausnahmen sämmtlich dem Medianusstamme angeschlossen; nur wenige trugen zur Zusammensetzung des N. ulnaris bei. Dieser Umstand lässt schon sofort schließen, dass der siebente Spinalnerv sich an der Ventralfläche der oberen Extremität nur an dem meist distalen Abschnitt verästelt, denn sensibele Ulnaris- oder Medianusäste bleiben dem Oberarm und mit Ausnahme der Pulsgegend eben so dem Vorderarm fremd. (Der N. cutaneus brachii internus major und minor werden hier als selbständige Plexusäste aufgefasst.) Dass aber von einer Bestimmung der Grenze zwischen dem sechsten und siebenten Dermatom und zwischen diesem letzteren und dem achten an der Volarfläche der Hand kaum die Rede sein kann, erhellt aus Fig. 7. Bis über den Puls ist die Grenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom noch zu ziehen, da der Ramus palmaris e nervo ulnare aus Fasern des achten und neunten Spinalnerven zusammengesetzt war, der gleichgenannte Ast des N. medianus aus solchen vom

sechsten und siebenten. Die Grenze zwischen siebentem und achtem Dermatom muss desshalb zwischen den Bezirken beider Nerven hindurchgelaufen haben. Weiter distalwärts eine Grenze ziehen zu wollen, würde nicht nur Spekulation sein, sondern gewiss ein morphologischer Fehler. Die Betrachtung von Fig. 7 führt rasch zur Überzeugung, dass die Haut an der Volarfläche der Finger zweifelsohne plurispinal innervirt sein muss. Wie aus dieser Figur hervorgeht, kann man wohl im Allgemeinen sagen, dass der sechste Spinalnerv sich mehr radial ausbreitet, der neunte sich mehr dem ulnaren Rand nähert und dass dem siebenten und achten eine Zwischenlage zukommt. Aber wenn man in Betracht zieht, dass jeder Fingernerv ein bispinales oder trispinales Gebilde ist, dass Fasern des achten Spinalnerven den radialen Rand des Zeigefingers mitinnerviren, solche der neunten noch an der Innervation des Mittelfingers betheiligt sind, während umgekehrt Fasern des siebenten Spinalnerven die Radialseite des Minimus noch erreichen, dann muss man auf eine solche cutane Fusion von Fasern der Spinalnerven an den Fingern schließen, dass jeder Versuch einer Abgrenzung der Dermatome in diesem Körperabschnitt fehlerhaft ist. Die Verhältnisse sind im Gegentheil derart, dass man nothwendig zu einer plurispinalen Innervation der Fingerhaut kommen muss. Es ist hier nicht der Ort, die hohe funktionelle Bedeutung der plurispinalen Innervation der Finger hervorzuheben, wir dürfen uns aber freuen, dass diese Thatsache anatomisch sich so stringent nachweisen lässt.

Betrachten wir die ganze Ausdehnung des ganzen siebenten Dermatom, so wie sie in Fig. 4 und 5 wiedergegeben ist, dann fällt eine Besonderheit sofort auf, dass nämlich der dorsale und der ventrale Abschnitt zwei von einander gesonderte Bezirke darstellen. Das fünfte und sechste Dermatom bildeten je eine einheitliche Fläche. Der Abschnitt, welcher hier von den dorsalen Fasern, und jener, welcher darin von den ventralen Elementen innervirt war, gingen unmittelbar in einander über. Die beiden Dermatome zusammen legten sich wie Schienen über den radialen Rand der Extremität. Dieses Verhalten ist nun für das siebente Dermatom nicht mehr zu konstatiren. Der dorsale Tbeil, welcher die Dorsalfläche von Vorderarm und Hand überstreicht, ist von dem an der Palmarfläche situirten Ventraltheil getrennt, nur um die Finger, also um den distalen Rand der Extremität herum, hängen beide Abschnitte zusammen.

Das achte Segment.

a. *Das Myotom.*

Die Zahl der differenzirten Muskelindividuen sinkt bei diesem Segment wieder. Es sind nur neunzehn zu verzeichnen, welche wir wiederum der natürlichen Reihenfolge nach angeben.

Der M. scalenus medius und posticus erhalten aus diesem Myotom, welches das letzte ist, das sich an dieser Gruppe betheiligt, noch Bildungsmaterial. Dasselbe war der Fall mit einer tiefen Portion des Scalenus anticus. Diese Portion bildete eine ziemlich selbständige mit dem übrigen Theil des Muskels nur in lockerem Zusammenhang stehende Fleischmasse, welche vom letzten Halswirbel ihren Ursprung nahm. Sie stellte einen schön ausgeprägten M. scalenus minimus dar. Nur dieser vom übrigen Muskel abgesplitterte Abschnitt bekam aus dem achten Spinalnerven einen nicht mit den übrigen zusammenhängenden Nerv. Der Scalenus minimus war also bei meinem Präparat ein Theil des polymeren M. scalenus anticus, der in segmentaler Hinsicht seine Selbständigkeit beibehalten hat.

Dorsale trunco-zonale Muskulatur ist aus diesem Myotom nicht mehr hervorgegangen, wohl sind noch Elemente derselben in den dorsalen trunco-stelepodialen M. latissimus dorsi übergetreten. Eben so fehlt eine Betheiligung an der zono-stelepodialen Muskulatur. Der zono-zeugopodiale M. anconaeus longus endet in diesem Myotom, eben so wie die beiden zusammengehörigen Mm. anconaeus internus und quartus. Von den weiter distalwärts ziehenden dorsalen Muskeln, welche von dem achten Myotom Material entlehnten, sind noch zu nennen der Extensor digitorum communis, der Indicator proprius und der Extensor digiti quinti und der Extensor carpi ulnaris. Damit ist die Zahl der dorsalen Muskeln, welche theilweise vom achten Myotom herstammten, erschöpft. Von allen genannten war die distale Grenze des Bildungsniveau in diesem Myotom gelagert, das neunte betheiligte sich nicht an der Bildung der dorsalen Muskulatur.

Die Anzahl der aus diesem Myotom gebildeten ventralen Muskeln übertrifft diejenige der dorsalen. Konnten wir an der Dorsalseite nur eine Beziehung zu Muskeln konstatiren, welche alle schon Bildungsmaterial aus mehr rostralen Myotomen aufwiesen, so begegnen wir an der Ventralseite noch zwei Muskeln, deren Bildungsniveau mit ihrer rostralen Grenze in diesem Myotom gelagert war, nämlich dem Abductor digiti quinti und dem Flexor Carpi ulnaris. Das

Bildungsniveau dieser Muskeln in toto ist so weit caudalwärts gelagert, wie sonst von keinem anderen Extremitätenmuskel. Der Opponens digiti V und der Flexor brevis digiti V finden in diesem Myotom ihr Ende. Weiter ist von demselben kontraktiles Material in den M. Flexor digitorum communis profundus und Palmaris longus übergegangen, Muskeln also, welche vom Zeugopodium, resp. Stelepodium zum distalen Abschnitt der Hand ziehen. Auch der M. pronator quadratus zeigte noch den Besitz von vom achten Myotom stammenden ventralen Material. Es fehlte solches Material in der Muskulatur, welche vom Stelepodium zum Zeugopodium zieht, eben so in Muskeln, welche den Schultergürtel mit dem Skelet der freien Extremität verbinden; weiter in der trunco-stelepodialen Muskulatur. Nur der trunco-zonale M. pectoralis minor wurde noch vom achten Cervicalnerven innervirt, muss also zum Theil aus dem achten Myotom herkömmlich gewesen sein.

Fassen wir schließlich die Derivate des achten Myotom wieder tabellarisch zusammen.

Aus dem achten Myotom hervorgegangene Muskeln.

Dorsale Muskeln.

Trunco-stelepodiale: Latissimus dorsi.
Zono-zeugopodiale: Anconaeus longus.
Stele-zeugopodiale: Anconaeus internus, Anconaeus quartus.
Stele-actinopodiale: Extensor carpi ulnaris.
Stele-phalangopodiale: Extensor digitorum communis, Extensor digiti quinti.
Zeugo-phalangopodiale: Indicator proprius.

Ventrale Muskeln.

Trunco-zonale: Pectoralis minor.
Stele-basipodiale: Flexor carpi ulnaris.
Stele-phalangopodiale: Flexor digitorum communis sublimus (Palmaris longus).
Interzeugopodiale: Pronator quadratus.
Zeugo-phalangopodiale: Flexor digitorum communis profundus,
Basi-actinopodiale: Opponens digiti V.
Basi-phalangopodiale: Abductor digiti V, Flexor brevis digiti V.
Actino-phalangopodiale: Interossei.

b. *Das Dermatom.*

Ich verweise hier nach obenstehender Angabe, dass, wie beim siebenten, eben so beim achten Spinalnerven der R. dorsalis keine sensibelen Elemente in sich schloss, wodurch also am Rücken der Bezirk des sechsten und neunten Spinalnerven in unmittelbare Nachbarschaft zu einander kamen.

Es erreichen die sensibelen Elemente des achten Spinalnerven längs verschiedener Bahnen die Peripherie. Erstens gelangte ein Theil der Fasern in den Stamm des Medianus und wurde längs diesem Stamme der Haut der Hand zugeführt. Hier vertheilten sich dieselben in jene Äste, welche die radiale Seite des Zeigefingers, die einander zugekehrten Seiten des zweiten und dritten Fingers und des dritten und vierten Fingers innervirten. Im Ramus palmaris dieses Nerven waren keine Fasern des achten Spinalnerven nachzuweisen. Wie schon vorher gesagt, waren die Fasern in den Fingernerven so intensiv mit solchen vom siebenten und theilweise mit solchen vom neunten vermischt, dass von einer weiteren Detaillirung der Bezirke abgesehen werden muss.

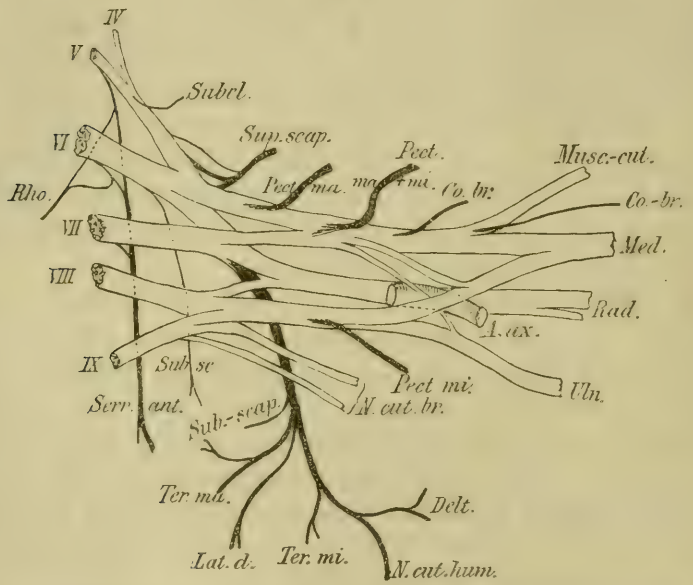
Ein anderer Theil der Fasern zog im Stamme des N. ulnaris distalwärts, um sich theilweise mittels des Ramus dorsalis an der Dorsalfläche der Hand auszubreiten, theilweise ihr Endgebiet an der Palmarfläche der Hand zu finden. Von den letzteren verlor sich ein Theil in der Bahn des R. palmaris, welcher Ast weiter aus Elementen des neunten Spinalnerven zusammengesetzt war (Fig. 7). Die übrigen volaren Fasern verliefen in der Bahn des R. superficialis zur Ulnarseite des fünften Fingers und zu den einander zugekehrten Seiten des vierten und fünften Fingers.

Ein großer Theil der sensibelen Fasern aus dem achten Spinalnerven, welche sich dem Ulnarisstamme angeschlossen hatten, erreichte die Peripherie längs der Bahn des Ramus dorsalis dieses Nervenstammes. Dieser Ast verzweigt sich, wie aus Fig. 6 ersichtlich ist, von der Ulnarseite des fünften bis zur Ulnarseite des dritten Fingers. Der ganze Ast war bispinaler Natur. Nebst den Fasern des achten Spinalnerven führte er solche des neunten. Ich konnte nur konstatiren, dass der Ast, welcher dem ulnaren Rande des Kleinfingers entlang zog, ausschließlich Fasern vom neunten Spinalnerven führte, während die übrigen Endzweige Elemente beider Nerven enthielten.

Eine sehr kleine Zahl sensibeler Elemente des achten Spinal-

nerven gelangte in den Stamm des Radialis. Von demselben verlief ein Theil zur Peripherie, längs der Bahn des N. cutaneus brachii posterior inferior. Der übrige Theil war dem R. superficialis angeschlossen. Was die erstgenannte Fasermasse anbetrifft, so habe ich bei dem siebenten Dermatom die Gründe entwickelt, wesshalb ich diesen Fasern ein Endgebiet sehr distal an der Dorsalfläche des Vorderarms zuertheilte, damit ihr doch immerhin kleiner Bezirk sich unmittelbar an jenes Gebiet des achten Spinalnerven anschließen würde, das sich über die Hand ausbreitet. Mit Bezug auf die Fasern,

Fig. 8.



Die Zusammensetzung des Plexus brachialis bei dem von mir untersuchten Individuum.

welche im R. superficialis des Radialis weiterzogen, konnte mit Gewissheit konstatirt werden, dass sie sich in jenen Ast des R. superficialis umbogen, welcher in transversaler Richtung über die Dorsalfläche des Pulsgelenkes sich ausstreckte. Zweifelhaft muss es bleiben, ob einige dieser Elemente in den Fingernerven weiter distalwärts verliefen.

Der Bahn des N. ulnaris, radialis und medianus entlang gelangten aber noch nicht alle sensibelen Fasern des achten Spinalnerven zur Peripherie. Ein letzter Theil war in die Bahn des N. cutaneus brachii internus major übergetreten. Dieser Nerv, welcher aus dem achten und neunten Spinalnerven zusammengesetzt war,

löste sich schon sehr central vom Plexus ab, wie Fig. 8 zeigt. Nachdem der Nerv an seiner gewöhnlichen Stelle die Oberarmfascie durchbohrt hatte, spaltete er sich unmittelbar in zwei Zweige, welche resp. oberhalb und unterhalb der Vena basilica verliefen (Fig. 3). Jener Ast, welcher oberhalb der genannten Vene verläuft, zieht in ziemlich gerader Richtung distalwärts bis über das Pulsgelenk und sendet seine Äste überwiegend um den Ulnarrand des Vorderarms hin zur Dorsalseite. Zwei von ihnen prägen sich durch Mächtigkeit aus. In radialer Richtung gehen nur schwache kurze Ästchen ab. Die zwei mächtigen, in ulnarer Richtung verlaufenden Äste enthielten nur Fasern des neunten Spinalnerven in sich, während die sensibelen Fasern des achten Spinalnerven dem gerade distalwärts zum Pulsgelenke verlaufenden Ast angeschlossen blieben, zugleich mit solchen vom neunten. Daraus ist zu schließen, dass diese sensibelen Fasern aus dem achten Spinalnerven ihr Endgebiet an einem distalen ulnarwärts liegenden Bezirk an der Vorderfläche des Vorderarms gefunden haben müssen, und es steht nichts im Wege, dieses als in direktem Zusammenhange zu denken mit jenem Hautbezirk des achten Spinalnerven auf der Hand, welcher durch den N. ulnaris mittels dessen R. palmaris und R. superficialis innervirt ist.

Überblicken wir jetzt das gesammte Dermatom des achten Segmentes, so finden wir an demselben die Eigenthümlichkeit ausgeprägt, welche sich eben so schon am siebenten Dermatom kennbar machte. Ein Theil desselben findet sich nämlich an der volaren Fläche der Extremität, ein anderer Theil an der dorsalen Fläche. Diese beiden Abschnitte finden sich ziemlich distal an der Extremität. Von einer Abgrenzung des Dermatoms auf der Hand muss abgesehen werden. Es war mit Bestimmtheit nachzuweisen, dass an der Volarfläche die Fasern des achten Spinalnerven nicht die Haut des Daumens innervirten, sonst aber in allen Fingernerven in geringerer oder größerer Quantität vorkamen, dass an der Dorsalfläche diese Fasern der Ulnarseite des Kleinfingers fern blieben und sich wahrscheinlich nicht weiter radialwärts ausbreiteten als zum Mittelfinger. Muthmaßlich war das Dermatom also an dem Handrücken mehr beschränkt als an der Palmarfläche.

War also die Abgrenzung des Dermatoms auf der Hand in radialer und ulnarer Richtung nur eine ungefähre, so konnte auch die proximale Grenze sowohl des dorsalen wie des volaren Theiles vom Dermatom nur annähernd festgestellt werden. Sicher war, dass sowohl dorsal als volar das Dermatom sich noch über die Pulsregion

ausgestreckt haben muss, denn an der Volarfläche des Vorderarms war es der N. cutaneus brachii internus major, an der Dorsalfläche der N. cutaneus brachii posterior inferior, welche Elemente des achten Spinalnerven peripherwärts leiteten. An der Vorderfläche war nachzuweisen, dass diese Fasern zum meist distalen Theil des Vorderarms zogen, an der Dorsalfläche war dieser Nachweis nicht zu führen, wir glaubten aber hieraus schließen zu müssen, damit der Bezirk dieser Elemente mit jenen der übrigen dorsalen Fasern ein einheitliches Ganze bildete. Auf Grund der geringen Quantität der sensibelen Fasern aus dem achten Spinalnerven, welche dem N. cutaneus brachii internus major und dem N. cutaneus posterior inferior angeschlossen waren, lässt sich aber schließen, dass das achte Dermatom sich nur wenig über den Vorderarm ausgestreckt haben kann.

Das neunte Segment.

Es kommt diesem Segment, den mehr rostralen gegenüber, eine besondere Stellung zu. Es ist nämlich das vermittelnde Segment zwischen Extremität und Rumpf. Während von jedem seiner Komponenten ein Theil zum Aufbau der Extremität verwerthet ist, sind andere Theile, sowohl vom Myotom wie vom Dermatom in näherer Beziehung mit dem Rumpfe geblieben. Die Sonderung in beiden Rumpf- und Extremitätenabschnitten ist eine ziemlich scharfe und dadurch stellt sich das caudale Übergangssegment der Extremität in gewissen Gegensatz zu den mehr rostralen. Es besteht weder in Lagerung noch in Funktion ein Übergang zwischen eigentlichen Extremitätenmuskeln und Rumpfmuskeln. Entweder ist das Derivat vom neunten Myotom differenzirt in Rumpfmuskeln mit allen Charakteren, welche jenen von mehr caudalen Myotomen zukommt — es ist ein typischer Intercostalmuskel daraus hervorgegangen — oder es ist in Lagerung und Funktion ein Extremitätenmuskel geworden, welcher in keiner Verbindung mit dem Rumpfe steht. In topographischer Beziehung findet sich also ein Hiat zwischen den Rumpf- und den Extremitätenderivaten des neunten Segmentes. Eine derartige scharfe Sonderung war am rostralen Übergangsgebiete zwischen Hals und Extremität nicht zu konstatiren. Wir werden uns natürlich in diesem Abschnitt nur mit dem Extremitätentheil des neunten Segmentes beschäftigen.

a. *Das Myotom.*

Dasselbe war nur in beschränkter Weise am Aufbau der Extremitätenmuskulatur betheiligt. Dieses ging schon aus dem Umstand hervor, dass keine dorsalen Extremitätenmuskeln vorhanden waren, in welchen Elemente dieses Myotoms nachgewiesen werden konnten. Dasselbe hat nur zur Bildung von ventraler Muskulatur beigetragen.

Mit nur einer einzigen Ausnahme waren alle Extremitätenmuskeln, welche aus dem neunten Myotom Material entlehnt hatten, in Beziehung zur Hand getreten. Diese Ausnahme war der M. pronator quadratus. Die übrigen Muskeln, worin sich Elemente des neunten Myotoms nachweisen ließen, waren der Palmaris longus, die beiden Flexores digitorum communes, der Flexor carpi ulnaris und der Abductor digiti quinti. Alles Übrige des neunten Myotoms hat sich zum M. intercostalis primus differenzirt. Die motorischen Fasern des neunten Spinalnerven hatten sich also zwei Extremitätennerven angeschlossen, dem Ulnaris- und dem Medianusstamme. Die Elemente des neunten Myotoms fanden sich also überwiegend am distalen Theil der Extremität, was deutlich aus folgender Tabelle hervorgeht.

Aus dem neunten Myotom hervorgegangene Extremitätenmuskeln.

Dorsale Muskeln.

Keine.

Ventrale Muskeln.

Stele-basipodiale: Flexor carpi ulnaris.
Stele-phalangopodiale: Flexor digitorum communis sublimus (Palmaris longus).
Interzeugopodiale: Pronator quadratus.
Zeugo-phalangopodiale: Flexor digitorum communis profundus.
Basi-phalangopodiale: Abductor digiti quinti.

b. *Das Dermatom.*

Im Gegensatz zur beschränkten Beziehung, welche das neunte Myotom zur Extremität erlangt hat, streckt sich das neunte Dermatom über eine große Strecke der Gliedmaße aus. Es haben sich die sensibelen Fasern des Ramus ventralis vom neunten Spinalnerven entweder größeren Nervenstämmen angeschlossen, oder dieselben bilden selbständige Nervenzüge und verlaufen ohne Vereinigung mit

anderen Spinalnerven zugehörigen sensibelen Elementen zur Peripherie. Dieser Umstand machte es ziemlich leicht, die Grenze des neunten Dermatoms aufzufinden. — Ein Theil der Fasern blieb ohne Beziehung zur Extremität, verlief mit dem Rumpfast des neunten Spinalnerven durch das Spatium intercostale primum und verästelte sich als R. cutaneus anterior in der Brusthaut, bis zum vorderen Axillarrande. Der übrige Theil hat sich mit dem Plexus brachialis verbunden, und von da aus haben sich die Fasern in mehreren Portionen gesondert. Ein Theil derselben verbindet sich mit solchen vom achten Spinalnerven, um den N. cutaneus brachii internus major zusammenzusetzen, ein anderer Theil bildet den monospinalen N. cutaneus brachii internus minor, ein dritter Theil ist dem Stamme des N. ulnaris, ein letzterer jenem des N. medianus angeschlossen. Dem N. radialis waren keine sensibelen Fasern des neunten Spinalnerven angeschlossen.

Die Fasern, welche dem N. medianus einverleibt waren, zogen zu jenen Fingernerven, welche die einander zugekehrte Seite des dritten und vierten Fingers innervirten. Von jenen Fasern, welche im Ulnarisstamme umbogen, war hiervon schon kurz die Rede. Dieselben theilen sich distal wieder in zwei Portionen, eine derselben ging über in die Bahn des R. dorsalis, die andere im Ramus superficialis dieses Nerven. Wie schon gesagt und aus Fig. 6 hervorgeht, konnte der meist ulnare dorsale Fingernerv ganz auf den neunten Spinalnerven zurückgeführt werden, während bei den mehr radial verlaufenden Fingernerven eine Mischung mit Fasern des achten Spinalnerven stattgefunden hat.

Von den Nerven an der Volarseite der Hand fasste der R. palmaris e nervo ulnaris Fasern des neunten Spinalnerven in sich, gemischt mit solchen vom achten Spinalnerven, weiter bestand der Nerv, welcher die einander zugekehrten Seiten des vierten und fünften Fingers innervirte aus Elementen des siebenten, achten und neunten Spinalnerven, während der meist ulnare volare Fingernerv nur solche des achten und neunten Spinalnerven aufweist (Fig. 7). Mit dem N. cutaneus brachii internus major traten die diesem Nerven angeschlossenen sensibelen Elemente des neunten Spinalnerven durch die Oberarmfascie. Dieser Hautnerv spaltet sich, wie Fig. 3 zeigt, unmittelbar in zwei Äste, welche respektive oberhalb und unterhalb der Vena basilica gelagert waren. Jener, welcher unterhalb dieser Vena verlief und proximal um den ulnaren Rand des Vorderarms zur Dorsalfläche dieses Extremitätenabschnittes zog, sowie

jene Zweige, welche aus dem oberhalb der Vena verlaufenden Ast, dem Ulnarrand des Vorderarms zustrebten, wiesen nur Fasern des neunten Spinalnerven auf. In dem gerade distalwärts ziehenden waren solche des achten und neunten gemischt. Aus dem hierfür angegebenen Grunde habe ich jenen des achten einen kleinen Bezirk an der distalen Ulnarseite des Vorderarms zugewiesen.

Der Umstand, dass der N. cutaneus brachii internus minor ein monospinaler Hautnerv war, machte es leicht, in dieser Richtung den Hautbezirk des neunten Spinalnerven zu erkennen. Der genannte Nerv löste sich schon ziemlich bald vom Plexus ab und spaltete sich fast unmittelbar in zwei Äste. Einer derselben durchsetzte die Axillarfascie und verlief in gerader Richtung über den Sulcus bicipitalis internus und das Ellbogengelenk bis zur Mitte des Vorderarms, nach beiden Richtungen nur kurze feine Ästchen zur Haut schickend (Fig. 3). Der andere war noch eine Strecke weit unterhalb der Oberarmfascie gelagert, durchbohrte dieselbe ziemlich genau am medialen Rande, etwa in der Mitte des Oberarms und verästelte sich gegen das Olecranon hin.

Stellen wir uns also die Frage, wie sich das neunte Dermatom über die Extremität ausbreitet, so müssen wir für ihren meist distalen Theil auch hier eine genaue Antwort schuldig bleiben. Nur können wir sagen, dass dasselbe sich an der Ulnarhälfte sowohl über die volare wie dorsale Fläche der Hand ausstreckt und dass es sich an beiden Flächen nicht weiter als bis zur Mitte des dritten Fingers ausgebreitet haben kann. Die Beziehungen zum Vorder- und Oberarm sind dagegen ziemlich genau zu bestimmen. An der ventralen Fläche bildet das Dermatom auf dem Oberarme eine Zone, welche am Axillarrande anfängt und die direkte Fortsetzung derjenigen Zone ist, welche der R. cutaneus anterior des neunten Spinalnerven auf dem Rumpfe innervirt, weil der Bezirk des N. cutaneus brachii internus minor und erstgenannter Nerv am vorderen Axillarrande zusammenstoßen. Mehr distalwärts auf dem Oberarme dehnt sich diese Zone mehr gegen den medialen Rand der Extremität zu aus, so dass deren mediale Grenze diesen Rand umkreisend sich auf die dorsale Fläche des Oberarms in der Richtung des Olecranons fortsetzt. Vom Olecranon zieht die Grenze distalwärts etwa über die Mitte der Dorsalfläche des Vorderarms zur Hand. Die zweite laterale Grenze verläuft in gerader Richtung vom Axillarrande über die Mitte der Volarfläche des Ober- und Vorderarms distalwärts zum Pulse, um, bevor sie die Hand erreicht, durch das achte Dermatom etwas in ulnarer

Richtung abgelenkt zu werden und so auf der Hand sich zu verlieren.

Dem neunten Dermatom kommen also mehrere Eigenthümlichkeiten zu. Erstens giebt es kein Dermatom, das so ausgiebige Beziehungen zur Extremität aufweisen konnte als das neunte. In einem Zuge streckt es sich als eine unregelmäßig gestaltete Längszone über alle drei Abschnitte der Extremität aus und geht an der Ventralseite ohne Unterbrechung in seinen Rumpfabschnitt über. Im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden ist es nicht in einen dorsalen und ventralen Abschnitt getrennt, die dorsale und ventrale Partie des Dermatoms fließen um den ulnaren Rand der Extremität in einander zusammen. Das ganze Dermatom sitzt wie eine Schiene dem ulnaren Rande des Vorderarms auf, sowie das sechste Dermatom dem Radialrande des Vorderarms, das fünfte jenem des Oberarms.

Bevor wir die jetzt gewonnenen Thatsachen auf ihre Bedeutung hin prüfen, sind wir der Vollständigkeit wegen darauf angewiesen, das zehnte Dermatom in seinen Beziehungen zur Extremität kurz zu beschreiben. Das Myotom des zehnten Segmentes hat bei meinem Individuum keine Beziehungen zur Extremität erlangt. Nach Sherrington (40, pag. 685) innervirt bei der Katze der zweite Thoracalnerv wohl Handmuskeln. Der zehnte Spinalnerv gab in der Weise der folgenden Spinalnerven seinen Ramus lateralis ab. Die sensibelen Elemente dieses Nerven durchsetzten die Axillarfascie etwas unter und hinter jener Stelle, wo der N. cutaneus brachii internus minor zum Vorschein kommt (Fig. 3). Unmittelbar nach Perforation der Fascie theilt sich der Nerv in zwei Äste. Der schwächere biegt sich um den hinteren Axillarrand rückwärts, um sich bis über die Scapula zu verzweigen. Es findet sich das Gebiet dieses Astes in unmittelbarem Anschluss an jenes des Hautastes vom R. dorsalis des zehnten Spinalnerven. Der zweite Ast hat Beziehungen zur Haut der freien Gliedmaßen bekommen. Derselbe verläuft erst eine Strecke weit distalwärts und zerfällt in zwei Äste, welche distalwärts divergirend sich zur Dorsalfläche des Oberarms umbiegen, um einen medial und dorsal gelagerten proximalen Bezirk der Haut vom Oberarm zu innerviren (Fig. 2). Auf der Grenze zwischen freier Gliedmaße und Rumpf geht das Gebiet dieses Astes kontinuirlich in jenes der rückwärts verlaufenden über. Anastomosen zwischen dem zehnten Spinalnerven und dem N. cutaneus brachii internus

minor waren nicht vorhanden, so dass das Ausbreitungsgebiet des zehnten Dermatoms auf der Extremität identisch mit dem von diesem Hautast innervirten Bezirk ist (Fig. 5).

Zum Schlusse fasse ich die metamereologischen Daten in folgenden Tabellen zusammen, wobei ich der Vollständigkeit wegen die oberen Halssegmente mit einbegreife.

Tabelle Nr. I.

Die aus den verschiedenen Myotomen hervorgegangenen Muskeln.

Erstes Myotom: Rectus capitis anticus, Rectus capitis lateralis, Longus capitis, Zungenmuskeln, Genio-hyoideus, Thyreo-hyoideus, Omo-hyoideus (oberer Bauch), Sterno-thyreoideus, Sterno-hyoideus. Also ohne die unbekannt gebliebenen Zungenmuskeln acht Muskeln.

Zweites Myotom: Genio-hyoideus, Thyreo-hyoideus, Omo-hyoideus (beide Bäuche), Sterno-thyreoideus, Sterno-hyoideus, Longus capitis, Scalenus medius, Trapezius, (Sterno)-cleido-mastoideus. Also neun Muskeln.

Drittes Myotom: Sterno-thyreoideus, Sterno-hyoideus, Omo-hyoideus (unterer Bauch), Longus colli, Longus capitis, Scalenus medius, Trapezius, Diaphragma, Levator scapulae. Also zusammen neun Muskeln.

Viertes Myotom: Sterno-thyreoideus, Longus colli, Longus capitis, Trapezius, Levator scapulae, Supraspinatus, Diaphragma, Subclavius, Scalenus medius. Also zusammen neun Muskeln.

Fünftes Myotom: Longus capitis, Longus colli, Scalenus anticus, Scalenus medius, Scalenus posticus, Subclavius, Pectoralis mayor (Pars clavicularis), Biceps caput breve, Biceps caput longum, Brachialis internus, Rhomboideus, Subscapularis, Supraspinatus, Infraspinatus, Teres minor, Deltoideus, Serratus anticus, Supinator brevis, Brachio-radialis. Also zusammen achtzehn Muskeln.

Sechstes Myotom: Scalenus anticus, Scalenus medius, Scalenus posticus, Pectoralis major (Pars clavicularis et Pars sterno-costalis), Biceps caput breve, Biceps caput longum, Coraco-brachialis, Brachialis internus, Pronator teres, Flexor carpi radialis, Flexor pollicis longus, Pronator quadratus, Flexor pollicis brevis, Abductor pollicis brevis, Opponens pollicis, Latissimus

dorsi, Rhomboideus, Subscapularis, Infraspinatus, Teres minor, Teres major, Deltoideus, Serratus anticus, Anconaeus externus, Anconaeus longus, Brachio-radialis, Extensor carpi radialis longus, Extensor carpi radialis brevis, Supinator brevis, Abductor pollicis longus, Extensor pollicis brevis. Also zusammen dreißig Muskeln.

Siebentes Myotom: Scalenus anticus, Scalenus medius, Scalenus posticus, Pectoralis major (Pars sterno-costalis), Pectoralis minor, Coraco-brachialis, Pronator teres, Palmaris longus, Flexor carpi radialis, Flexor pollicis longus, Pronator quadratus, Flexor digitorum profundus, Flexor digitorum sublimus, Flexor pollicis brevis, Abductor pollicis brevis, Opponens pollicis, Flexor digiti quinti brevis, Opponens digiti quinti, Latissimus dorsi, Serratus anticus, Anconaeus externus, Anconaeus internus, Anconaeus quartus, Anconaeus longus, Extensor carpi radialis longus, Extensor carpi radialis brevis, Supinator brevis, Extensor carpi ulnaris, Extensor digiti quinti, Extensor digitorum communis, Indicator proprius, Extensor pollicis longus, Abductor pollicis longus, Extensor pollicis brevis. (Interossei, Adductor pollicis, Lumbricales.) Also zusammen vierunddreißig Muskeln, ohne die letztgenannten.

Achtes Myotom: Scalenus medius, Scalenus posticus, Scalenus anticus, Pectoralis minor, Palmaris longus, Pronator quadratus, Flexor digitorum profundus, Flexor digitorum sublimus, Flexor carpi ulnaris, Flexor brevis digiti quinti, Abductor digiti quinti, Opponens digiti quinti, Latissimus dorsi, Anconaeus internus, Anconaeus longus, Anconaeus quartus, Extensor digitorum communis, Indicator proprius, Extensor digiti quinti (Interossei, Lumbricales, Adductor pollicis). Also ohne die zwischen Klammern angedeutete Muskulatur zusammen neunzehn Muskeln.

Neuntes Myotom: Palmaris longus, Pronator quadratus, Flexor digitorum sublimus, Flexor carpi ulnaris, Flexor digitorum profundus, Abductor digiti quinti — Intercostales spatii intercostalis primi. Also ohne die Rumpfmuskulatur zusammen sechs Muskeln.

Tabelle Nr. II A[1].

Die metamere Herkunft der ventralen Extremitätenmuskeln.

Andeutung der Segmente	4.	5.	6.	7.	8.	9.
Subclavius	+	+				
Pectoralis major		+	+	+		
Pectoralis minor				+	+	
Biceps caput breve		+	+			
Biceps caput longum		+	+			
Brachialis internus		+	+			
Coraco-brachialis			+	+		
Pronator teres			+	+		
Flexor carpi radialis			+	+		
Flexor pollicis longus			+	+		
Pronator quadratus			+	+	+	+
Flexor pollicis brevis			+	+		
Abductor pollicis brevis			+	+		
Opponens pollicis			+	+		
Palmaris longus				+	+	+
Flexor digitorum sublimus				+	+	+
Flexor digitorum profundus				+	+	+
Flexor brevis digiti V				+	+	
Opponens digiti V				+	+	
Flexor carpi ulnaris					+	+
Abductor digiti V					+	+
Interossei + Adductor pollicis + Lumbricales				+	+	+

Tabelle Nr. II B.

Die metamere Herkunft der dorsalen Extremitätenmuskeln.

Andeutung der Segmente	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
Levator scapulae	+	+					
Supraspinatus		+	+				
Rhomboideus			+	+			
Subscapularis			+	+			
Infraspinatus			+	+			
Teres minor			+	+			
Deltoideus			+	+			
Serratus anticus			+	+	+		
Latissimus dorsi				+	+	+	
Teres major				+			
Anconaeus externus				+	+		
Anconaeus longus				+	+	+	
Anconaeus internus					+	+	
Anconaeus quartus					+	+	
Brachio-radialis			+	+			
Extensor carpi radialis longus				+	+		
Extensor carpi radialis brevis				+	+		
Supinator brevis			+	+	+		
Abductor pollicis longus				+	+		
Extensor pollicis brevis				+	+		
Extensor carpi ulnaris					+	+	
Extensor digiti V					+	+	
Extensor digitorum communis					+	+	
Extensor pollicis longus					+		
Indicator proprius					+	+	

[1] Man sehe auch die Tabelle Morph. Jahrbuch. Bd. XXV. pag. 495.

Tabelle Nr. III.

Theilnahme der sensibelen Spinalnervenfasern an der Zusammensetzung von peripheren Nervenstämmen und Ästen.

Spinalnerv	Nervenstämme	Hautäste
IV.		Nervi supraclaviculares
V.	N. musculo-cutaneus	Ramus cutaneus brachii externus
	N. axillaris	Ramus cutaneus humeri posterior
VI.	N. musculo-cutaneus	Ramus cutaneus brachii externus
	N. medianus	Ramus palmaris Rami digitorum volares
	N. axillaris	Ramus cutaneus humeri posterior
	N. radialis	Ramus cutaneus brachii posterior inferior Ramus superficialis
VII.	N. medianus	Ramus palmaris Rami digitorum volares
	N. ulnaris	Rami digitorum volares
	N. radialis	Ramus cutaneus brachii posterior inferior Ramus superficialis
VIII.	N. medianus	Rami digitorum volares
	N. ulnaris	Ramus palmaris Rami digitorum volares Ramus dorsalis
	N. cutaneus brachii internus major	
	N. radialis	Ramus cutaneus brachii posterior inferior Ramus superficialis
IX.	N. medianus	Rami digitorum volares
	N. ulnaris	Rami digitorum volares Ramus palmaris Ramus dorsalis
	N. cutaneus brachii internus major	
	N. cutaneus brachii internus minor	

B. Kritik und Reflexionen.

Es erweisen sich die letztgewonnenen Thatsachen äußerst fruchtbar in mancherlei Richtung.

Erstens kann die Metamerie der Extremität selbst Gegenstand der Betrachtung sein. Dabei muss versucht werden, nachzuweisen, was in dieser Metamerie sich charakteristisch hervorhebt und auf

welche Weise dieses Typische in dem Phänomenenkomplex zu Stande gekommen sein kann. An zweiter Stelle aber kann man versuchen, die Beziehungen aufzudecken, welche zwischen den metamerologischen Daten und den topographischen Verhaltungen der Organsysteme an der Extremität bestehen. Es wird sich bei beiden Fragen Kritik, Reflexion und Deduktion aufs innigste vermischen.

Die Punkte, welche bei der Besprechung der ersten Frage, der Aufstellung der Segmentalanatomie der Extremität hervorgehoben werden, bilden die nothwendige Basis, auf der die zu erörternden Beziehungen zwischen Segmental- und topographischer Anatomie aufgebaut werden. Zum guten Verständnis der letzteren ist die Kenntnis der ersteren die erste Bedingung. Es hat sich dabei als nothwendig erwiesen, dass ich mich im ersten Theil in keiner Richtung beschränken möchte, im Gegentheil die Erscheinungen in ihren Konsequenzen so weit als möglich verfolgen musste. Ich erhielt hierdurch erstens ein desto breiteres Fundament zur Aufstellung der Beziehungen zwischen segmentaler und topographischer Anatomie und zweitens konnte auf diese Weise hervorgehoben werden, in welcher Richtung die Kenntnis der Segmentalanatomie wissenschaftlich verwerthet werden kann. Es spaltet sich desshalb der erste Theil von selbst in mehrere Unterabtheilungen. Erstens wird das Dermatomensystem der Haut Gegenstand der Besprechung sein, zweitens wird die Metamerie des Muskelsystems besprochen werden. Drittens werde ich die Sklerozonie des Skelettes zusammenstellen und einer Besprechung unterwerfen. Unmittelbar hieran muss ich den embryonalen Stellungsänderungen der Extremität einen Abschnitt widmen. Ich fühlte mich dazu verpflichtet, weil die Stellungsänderungen der Extremität einen vielseitigen Einfluss auf die topographischen Beziehungen der Weichtheile ausüben und wir desshalb in diesen Vorgängen Manches kennen lernen werden, das ein Causalmoment für die definitiven topographischen Verhältnisse ist. Auf der anderen Seite aber giebt die Kenntnis der Segmentalanatomie eine Handhabe ab, auf Grund deren wir die stattgefundenen Rotationen der Extremitäten abzuleiten vermögen.

Allgemeine Lagerungsbeziehungen der Dermatome.

Die metamere Innervationsweise der Haut der Extremitäten ist bisher seitens der Morphologen ziemlich vernachlässigt worden, obwohl von mehreren Seiten die Wichtigkeit der Kenntnis derselben

hervorgehoben ist. Die Autoren von anatomischen Hand- und Lehrbüchern, welche der Vollständigkeit wegen Angaben über metamere Innervationsverhältnisse eine Stelle einräumten, entlehnten dieselben denn auch den klinischen Mittheilungen. So findet sich in Edinger (10), Merkel (20) und Rauber (37) eine Tabelle, deren auf klinische Beobachtungen basirten Daten von Starr (41) zusammengesetzt sind. Es ist allerdings richtig, dass es wohl immer unmöglich sein wird, jede einzelne periphere Nervenfaser für sich auf ihre Spinalwurzel präparatorisch zurückzuführen. Aber eine solche Aufgabe wird wohl als gänzlich nutzlos von jedem Forscher bei Seite geschoben werden. Für unsere Zwecke genügt es, den ganzen Faserkomplex eines Muskelnerven auf seine segmentale Herkunft kennen zu lernen. Dann haben wir unser Ziel erreicht, nämlich die Erkenntnis der segmentalen Anlage eines Muskelindividuums.

Für das sensibele Nervensystem stellt sich die Aufgabe wesentlich anders dar, als beim Muskelsystem. Beim letzteren versuchen wir periphere, natürlich abgegrenzte und selbständige Elemente — die Muskeln — auf ihre spinale Innervation zu erkennen, beim ersteren dagegen versuchen wir in einem peripheren Organ — der Haut — die Bezirksgrenzen jedes Spinalnerven zu bestimmen.

Wir müssen dabei immer unsere Zuflucht zu Hautästen nehmen, das sind, Faserkomplexe. Erweist sich der ganze Komplex monospinaler Herkunft, dann hat man ohne Weiteres in dem Bezirk dieses Hautastes einen Theil des diesem Spinalnerven tributären Bezirkes erkannt. In den meisten Fällen aber trifft dasselbe nicht zu. Es erweist sich meistens der Hautast bi- selbst trispinaler Natur. In solchen Fällen, lehrt uns der Befund nicht mehr, als dass das diesem Hautast untergeordnete Gebiet zwei oder drei Spinalnerven zugehört, und es fragt sich nun, wie sich in diesem Gebiet die Innervationsbezirke eines jeden Spinalnerven verhalten. In diesem Falle muss das thatsächlich Erkannte durch auf Grund von Vergleichung sich stützende Überlegungen vervollständigt werden. In mehreren Fällen war ich genöthigt, bei der Aufstellung meiner Dermatomengrenze zu dieser Methode meine Zuflucht zu nehmen. Ich ging dabei stets von der Annahme aus, dass jedes Dermatom immer eine einheitliche Fläche der Haut in Anspruch nimmt, dass es sich nicht stückweise darin vorfindet. Diese Hypothese, zu der ich auf Grund meiner gewonnenen Auffassungen der metameren Innervation der Haut gekommen war, fand ich, wie schon früher hervorgehoben wurde, später zurück als die erste Konklusion, wozu Sherrington (40) auf Grund seiner um-

fassenden Experimente gelangt war. Wo ich einen Hautast als von bispinaler Natur erkannt hatte, wies ich einem jeden Spinalnerven jenen Theil des fraglichen Gebietes zu, dass ein einheitliches Ganze mit dem übrigen Gebiet dieses Nerven gebildet wurde. Es ist also das Dermatomensystem, wie ich es in Fig. 4 und 5 gegeben habe, theilweise durch direkte Erkenntnis, theilweise längs dem Wege der Vergleichung und Überlegung zusammengestellt.

Ist es mir längs diesem nicht absolut wissenschaftlichen Wege gelungen das Richtige zu treffen und ein Bild der metameren Hautinnervation zu entwerfen, das weiter wissenschaftlich verwerthbar ist? Ich freue mich, diese Frage bejahen zu dürfen und die metamere Innervation der Haut von der oberen Extremität des Menschen in seinen principiellen Charakteren auf Grund anatomischer Untersuchungen richtig zusammengestellt zu haben.

Was mich zu diesem Ausspruch berechtigt, ist der Umstand, dass SHERRINGTON längs experimentellem Wege ein Dermatomensystem der hinteren Extremität beim Macacus rhesus hat aufstellen können, dessen Hauptcharaktere sich mit den meinigen für die obere Extremität des Menschen jetzt dargestellten ganz decken. Und wie wir später sehen werden, ist das Bild der metameren Innervation der unteren Extremität in seinen Hauptzügen demselben der oberen Extremität ähnlich.

SHERRINGTON giebt ebenfalls eine Skizze zur Erläuterung der Entstehungsweise des definitiven Dermatomensystems, wie ich später eine mehr ausgearbeitete geben werde. Es ist nun aber für die Beurtheilung der Richtigkeit der SHERRINGTON'schen Auseinandersetzungen, sowie der meinigen, welche im Großen und Ganzen genau übereinstimmen, von größtem Gewicht, dass ich zu meinen Ansichten gelangt bin, mein System aufgestellt und aus den primitiven Verhältnissen abgeleitet habe, in völliger Unbekanntheit mit dem Inhalt der Abhandlung von SHERRINGTON. Ich gebe diese Erklärung hier so ausdrücklich mit keiner anderen Absicht ab, als um dadurch die Richtigkeit meiner aufgestellten Hautmetamerie der Extremität zu begründen, um ohne Furcht vor principiellen Vorwürfen später darauf weiter bauen zu können. Denn wenn Physiologe und Anatom, unabhängig von einander, zu solcher überraschenden Einstimmigkeit der Resultate gelangen, wie zwischen jenen von SHERRINGTON und mir, dann ist ein Zweifel an der Richtigkeit derselben völlig ausgeschlossen.

Wir wollen jetzt erst das Typische im Dermatomensystem der

oberen Extremität ins Licht stellen und dann die Frage beantworten, wie sich das System in dieser Weise ausbilden konnte.

Voran gehe die Bemerkung, dass ich mit den scharfen Grenzlinien zwischen den einzelnen Dermatomen nicht zu sagen beabsichtige, dass wirklich zwischen den Bezirken der einzelnen Spinalnerven eine derartige scharfe Abgrenzung besteht. Ich bin der Meinung, dass es zwischen den Dermatomen eine Limitirungszone giebt, welche von beiden Spinalnerven innervirt ist. Doch wird dieser Punkt hier nicht zur Sprache gebracht werden.

Es finden sich in der Haut der oberen Extremität die Dermatomen vom vierten bis zehnten Segment. Jenes des vierten war, wie wir gesehen haben, noch zum größten Theile zum Halse gehörend, dehnte aber seinen distalen Abschnitt über eine proximale Zone der Brust und über die Schulterwölbung aus, um selbst dorsal noch Beziehungen zur Scapulargegend zu erlangen. Das vierte Dermatom überdeckt also die Übergangszone zwischen Hals und Brust, Hals und oberer Extremität und von Hals und Rücken. Das fünfte Dermatom steht in keiner Beziehung mehr zum Rumpfe. Das Charakteristische seiner Lagerung zeigt sich, wenn wir das Typische der mehr proximalen Dermatome in Vergleich ziehen. Wie die Fig. 4 meiner ersten Abhandlung (Morph. Jahrb. Bd. XXV pag. 490) zeigt, umfassen das zweite und dritte Dermatom noch die ganze Cirkumferenz des Halses, sie bilden eine kontinuirliche Zone zwischen der dorsalen und ventralen Medianlinie. Da wir uns vorläufig nur mit dem Ramus anterior der Spinalnerven beschäftigen, dürfen wir bei unserer weiteren Betrachtung die dorsale Medianlinie vernachlässigen, um statt dieser unsere Aufmerksamkeit jener Linie zuzuwenden, welche die Bezirke der Rami posteriores und anteriores der Spinalnerven scheidet. Ich nenne diese Linie die dorso-laterale Grenzlinie.

Das obenerwähnte Verhalten trifft für das vierte Dermatom nicht mehr ganz zu. Wohl findet dasselbe an der Dorsalseite des Halses seine Begrenzung in der dorso-lateralen Grenzlinie, aber an der Ventralseite erreicht es die Medianlinie nicht mehr. Es findet sich von derselben durch das dritte Dermatom abgetrennt.

Diese Erscheinung kommt beim fünften Dermatom zur völligen Ausbildung. Es hat sich ganz von der ventralen Medianlinie und der dorso-lateralen Grenzlinie zurückgezogen. Zum vierten Dermatom nimmt es noch eine distale Lagerung ein und giebt darin Ursprüngliches zu erkennen. Eben so auch darin, dass es auf der Extremität sich noch proximal vom sechsten Dermatom findet. Die Intercalation

zwischen viertem und sechstem Dermatom ist das Primitive in den Lagerungsbeziehungen des fünften Dermatoms. Daneben finden sich Verhältnisse, welche nur als sekundär, während der Entwicklung erworbene gedeutet werden können. An der Vorderseite des Oberarms grenzt es in seiner ganzen Ausdehnung an das neunte Dermatom, an der Dorsalfläche des Oberarms an das zehnte. Dies weist auf intensive Umgestaltungen in den ursprünglichen Lagerungsbeziehungen der Dermatome. Einstmals war doch das fünfte Dermatom vom neunten durch das sechste, siebente und achte getrennt. Die Grenze, welche das fünfte Dermatom vom neunten oder zehnten scheidet, ist nicht von den ursprünglichen interdermatomalen Grenzen abzuleiten, sie muss sich während der Entwicklung ausgebildet haben. Es sind also primäre und sekundäre Grenzen, wodurch wir das fünfte Dermatom umschlossen finden. Jene proximale zwischen dem fünften und vierten Dermatom, und jene distale zwischen dem fünften und sechsten Dermatom sind primitiv. Eine derartige Grenze werde ich als Primärgrenze unterscheiden, im Gegensatz zu einer solchen, welche sekundär entstanden ist und welche ich als Differenzirungsgrenze bezeichne. SHERRINGTON nennt diese Linien »axial lines«.

Das fünfte Dermatom ist also umschlossen von zwei Primärgrenzen und zwei Differenzirungsgrenzen. Während die erstgenannten sich als eine proximale und distale verhalten, sind die beiden letztgenannten als eine dorsale und eine ventrale zu unterscheiden. Die ventrale setzt sich unmittelbar fort in die distale Grenze des vierten Dermatoms, um weiter als kurze distale Grenze des dritten Dermatoms die ventrale Medianlinie zu erreichen. Die dorsale stößt in der Scapularregion mit der dorso-lateralen Linie zusammen.

Das fünfte Dermatom überdeckt also einen proximalen lateralen Bezirk des Oberarms. Die Verhältnisse bei meinem Individuum deuteten darauf hin, dass es auf den Oberarm beschränkt war.

Von ganz anderer Gestalt war das sechste Dermatom. Dasselbe schließt sich unmittelbar an das fünfte in distaler Richtung an. An der volaren Fläche des Vorderarms stößt es etwa bis zum unteren Drittel des Vorderarms an das neunte Dermatom. Alsdann hat es eine kurze gemeinschaftliche Grenzlinie mit dem achten Dermatom, welche Differenzirungsgrenze sich fortsetzt in die Primärgrenze zwischen dem sechsten und siebenten Dermatom. An der dorsalen Fläche des Arms hat es anfänglich eine Differenzirungsgrenze ge-

meinschaftlich mit dem zehnten Dermatom, weiter distalwärts eine solche mit dem neunten. Bald wird es am Vorderarme auf eine schmale radiale Zone beschränkt und findet sich hier durch die Primärgrenze des siebenten Dermatoms limitirt.

Die Differenzirungsgrenzen des sechsten Dermatoms sind die direkten Fortsetzungen jener des fünften auf beiden Flächen der Extremität. Das sechste Dermatom überstreicht also wie das fünfte den radialen Rand der Extremität, bis über den Daumen. Es verjüngt sich dabei distalwärts besonders dorsal ansehnlich. Es weist gemeinschaftlich mit dem siebenten Dermatom zwei getrennte Primärgrenzen auf, eine dorsale und eine ventrale. Denkt man sich aber, dass beide Grenzen um den distalen Rand der Extremität zusammenhängen, so zeigt es sich, dass die ursprüngliche distale (besser caudale) Grenze des sechsten Dermatoms eine intensive Umgestaltung erfahren hat und zwar ist sie stark in distaler Richtung ausgezogen. Viel einfacher hat sich die ursprüngliche rostrale Grenze des sechsten Dermatoms (die Primärgrenze zwischen dem fünften und sechsten Dermatom) erhalten.

Die Differenzirungsgrenzen des sechsten Dermatoms haben jenen des fünften gegenüber einen anderen Charakter angenommen. Das fünfte Dermatom hat seine ventrale Differenzirungsgrenze gemein mit dem neunten, das sechste mit dem neunten und achten, seine dorsale hat das fünfte gemein mit dem zehnten, das sechste mit dem zehnten und neunten. Das sechste ist desshalb zu Dermatomen in Beziehung gekommen, welche ihm ursprünglich nicht so weit entfernt lagerten, als jene, mit welchen das fünfte in Nachbarschaft trat.

Am siebenten Dermatom sind zwei Theile zu unterscheiden, welche sich durch ihre Lagerung als ein ventraler und dorsaler unterscheiden lassen. Der dorsale Theil ist viel ausgedehnter als der ventrale. Letztgenannter ist als nahezu dreieckiges Feld ulnarwärts vom sechsten Dermatom gelagert und weist keine Differenzirungsgrenze mehr auf. Radialwärts ist es limitirt von der Primärgrenze zwischen dem sechsten und siebenten Dermatom, ulnarwärts von jener zwischen dem siebenten und achten. Primitive Verhältnisse haben sich hier also erhalten können. Dasselbe war am Dorsaltheil nicht mehr vollständig der Fall. Auch dieser Theil ist im Ganzen ulnarwärts vom sechsten Dermatom gelagert, und es findet sich in Übereinstimmung damit radial die dementsprechende Primärgrenze, aber ulnarwärts ist es wohl zum größten Theil von der Primärgrenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom ab-

gegrenzt, proximalwärts hat es aber eine Differenzirungsgrenze mit dem neunten Dermatom gemein.

Das achte Dermatom bringt Erscheinungen zu starker Ausprägung, welche wir beim siebenten schon angedeutet fanden. Hinsichtlich der Lagerung ist darauf hinzuweisen, dass es ganz ulnarwärts vom siebenten sich ausstreckt, und wohl mit einem dorsalen und einem ventralen Abschnitt. Beide Theile dürften sich gleich hoch auf den Unterarm erstreckt haben, allerdings nicht sehr weit proximalwärts. Die Grenzen lassen sich als eine radiale und ulnare unterscheiden. Die radiale ist an der dorsalen Fläche ganz, an der volaren Fläche nur mit Ausnahme einer kurzen proximalen Strecke eine Primärgrenze. Die ulnare Grenze ist sowohl dorsal als ventral ganz Primärgrenze. Die radiale Primärgrenze, jene zwischen dem siebenten und achten Dermatom, ist beiderseits die Fortsetzung der dorsalen resp. ventralen Differenzirungsgrenze. Denken wir uns also dieselbe in der erwähnten Primärgrenze fortgesetzt, so findet sich das siebente Dermatom radial, das achte ulnar von diesen Grenzlinien.

In auffallendem Gegensatz zu den beiden vorhergehenden und mit ganz besonderen Merkmalen versehen findet sich das neunte Dermatom. Sofort fällt die außerordentliche Ausdehnung desselben ins Auge. Wie ein schmales Band fängt es an der ventralen Medianlinie des Rumpfes an, überstreicht das Spatium intercostale primum um die mediale Vorderfläche der Extremität zu erreichen. Anfänglich auch hier schmal und die Achselhöhe fast ganz frei lassend, verbreitet es sich bald distalwärts von der Axillarregion. Die caudale Grenze des Rumpftheiles vom Dermatom verläuft um den medialen Rand der Extremität spiralförmig, um noch oberhalb des Vorderarms mit der dorsalen Differenzirungsgrenze zu verschmelzen. Von jetzt an überdeckt das neunte Dermatom den ganzen medialen Rand der Extremität und greift am Vorderarme sowohl dorsal als ventral ziemlich weit über. Auf der Hand verjüngt sich das Dermatom wieder beträchtlich.

Das neunte Dermatom stellt von Neuem eine einheitliche Fläche vor. Es kommt ihm in der ganzen Ausdehnung eine ausgesprochene ulnare Lagerung zu, nicht nur hinsichtlich der übrigen Extremitätendermatome, sondern eben so in Bezug auf die beiden Differenzirungsgrenzen. Die Beziehungen zu diesen Grenzen weisen beiderseits ansehnliche Differenzen auf. Betrachten wir die Beziehungen zur ventralen Differenzirungsgrenze, so sehen wir, dass dieselbe das

Dermatom fast in seiner ganzen Länge limitirt und vom vierten, fünften und sechsten Dermatom trennt. An der dorsalen Fläche der Extremität hat die Differenzirungsgrenze nur eine beschränkte Strecke Beziehung zum neunten Dermatom und zwar etwa über dem mittleren Drittel der Extremität. Proximalwärts findet sich das neunte Dermatom, dorsal limitirt von der Primärgrenze zwischen dem neunten und zehnten Dermatom, welches sich von hier spiralförmig zur Ventralseite des Rumpfes umbiegt. Es bleibt das neunte Dermatom desshalb noch weit entfernt von der dorso-lateralen Linie, während es ventralwärts sich bis zur ventralen Medianlinie ausdehnt. Ventral sind also mehr primitive Zustände erhalten als dorsal.

Das zehnte Dermatom ist schon wieder als Rumpfdermatom zu deuten. Es bildet doch um die Brustwand hin eine kontinuirliche gürtelförmige Zone, welche sich von der ventralen Medianlinie bis zur dorso-lateralen Linie erstreckt, caudal in ganzer Länge, rostral in seinem ventralen Abschnitt von Primärgrenzen umgeben. Durch seine Beziehungen zur Extremität ist es noch etwas vom typischen Rumpfdermatom abweichend. Die rostrale Grenze statt auf dem Rumpf zu verbleiben, umkreist die Achselhöhle und verschmilzt an der Dorsalfläche des Oberarms mit der dorsalen Differenzirungsgrenze. Es kommt dadurch in unmittelbare Nachbarschaft mit dem sechsten und fünften Dermatom. Während also der ventrale Abschnitt des Dermatoms nicht unter dem Einfluss der Extremitätenentwicklung gestanden hat, war der dorsale Abschnitt diesem Einfluss unterworfen.

In jeder Hinsicht ist etwas so ganz Regelmäßiges im Dermatomensystem der Extremität zu verzeichnen. Wir sahen z. B. das neunte Dermatom in seinem ventralen Rumpfabschnitt schon dem primitiven Zustand sich nähern, oder besser, weniger von demselben differenzirt, in seinem übrigen Abschnitt stark von seinen primitiven Lagerungsverhältnissen abweichend, und vom zehnten Dermatom können wir verzeichnen, dass der ventrale Rumpfabschnitt sich wie ganz primitiv verhält, während dagegen der dorsale Abschnitt, obwohl nur wenig vom ursprünglichen Verhalten entfernt, doch den Einfluss der Extremitätenentwicklung noch aufweist. Das elfte Dermatom ist das erste, das sich ganz diesem Einfluss entzogen hat.

Beim ersten Anblick liegt vielleicht im Dermatomensystem der Extremität etwas Verworrenes, Willkürliches vor, doch lässt sich bald bei näherer Betrachtung das Regelmäßige ausfindig machen. Es betheiligen sich an der Zusammensetzung des ganzen Systems das

vierte bis zehnte Dermatom, oder im Ganzen sieben. Das fünfte bis achte sind ganz auf die Extremität übergetreten, die übrigen weisen noch mehr oder weniger Beziehungen zum Rumpfe oder zum Halse auf.

Wie sind diese Dermatome sämmtlich in Systeme geordnet? Dazu denke man sich die ganze Extremität senkrecht zur Medianlinie des Körpers gehoben, die Palmarfläche der Hand ventralwärts schauend. Es findet sich in dieser Stellung an dem cranialen Rande das vierte, fünfte und sechste Dermatom, an dem caudalen das neunte und zehnte, während an dem distalen Abschnitt der Extremität das siebente und achte Dermatom in cranio-caudaler Richtung neben einander gelagert sind. Die primitiven Verhältnisse finden sich also noch am besten auf der Hand bewahrt, denn dort reihen sich, in cranio-caudaler Richtung, getrennt durch eine Primärgrenze, das sechste, siebente, achte und neunte Dermatom neben einander. Da das siebente und achte Dermatom nur auf einen kleinen Bezirk der Extremität beschränkt sind, können das sechste und neunte weiter proximalwärts unmittelbar mit einander in Berührung treten. Dass sich aber in diesen Verhältnissen doch noch Ursprüngliches bewahrt hat, zeigt sich, wenn man auf Fig. 4 und 5 die Kontouren der Extremität, von der Schulterwölbung ausgehend, um in die Achselhöhle zurückzukehren, verfolgt. Man durchzieht dann in regelmäßiger Folge die serial auf einander folgenden Dermatome vom vierten bis zum zehnten.

Die Differenzirungsgrenzen strecken sich nicht auf die Hand aus, sie beginnen an der ventralen Medianlinie, respektive dorso-lateralen Linie und enden ungefähr in der Pulsgegend. Je mehr proximal, desto weiter waren ursprünglich die Dermatome von einander entfernt, welche durch die Differenzirungsgrenze getrennt sind. So verläuft die ventrale Differenzirungsgrenze fortlaufend in proximo-distaler Richtung zwischen folgenden Dermatomen: 3—9, 4—9, 5—9, 6—9, 6—8, und die dorsale zwischen 5—10, 6—10, 6—9, 7—9. Die Reihenfolge ist also ventral und dorsal nicht identisch. Die ventrale fängt zwischen 3.—9. an, um zwischen 6.—8. zu enden. Die dorsale fängt zwischen 5.—10. an, um zwischen 7.—9. zu enden. Letztere verläuft also zwischen mehr caudalen Dermatomen.

Zur Ätiologie des Dermatomensystems.

Wie hat das jetzt erkannte Dermatomensystem entstehen können, auf welche Weise ist diese Art der metameren Innervation zu Stande

gekommen? Um zum Verständnis dieser Dinge zu kommen, können wir am besten die Sache erst vom rein mechanischen Standpunkte aus beleuchten, und die schließliche Zusammensetzung des Dermatomensystems auffassen als die Äußerung der mechanischen Einwirkungen, welche die hervorsprossende Extremität, auf die sie deckende Haut ausübte. Dazu greifen wir wieder zu der schon früher benutzten Vorstellung, als wären die ursprünglichen Dermatome passiv dehnbare, gürtelförmige Zonen, welche den Körper in metamerer Anordnung umschlingen. Das ist aber immer nur eine Hilfsmethode, um zum Verständnis der definitiven Lagerungsbeziehungen zu gelangen.

Als Ausgangspunkt müssen wir bis auf jene Phase zurückgehen, worin von einer Entwicklung der Extremität äußerlich noch nichts wahrnehmbar ist. In jenem Zustand bilden die Dermatome auch in der Extremitätenregion noch serial auf einander folgende Gürtel. Unter dem Einfluss der unter der embryonalen Hautbedeckung sich abspielenden Entwicklungsprocesse tritt eine laterale Ausbuchtung hervor — die Extremitätenleiste. Durch diese Ausbuchtung erleiden die gürtelförmigen Dermatome eine Sonderung in zwei Abschnitte, einen, welcher die dorsale Fläche der Extremitätenleiste deckt und sich zur dorsalen Medianlinie fortsetzt, und einen, welcher die ventrale Fläche überstreicht und bis zur ventralen Medianlinie des Körpers sich erstreckt. Um den distalen Rand der Leiste, welche im Gegensatz zu den rostralen oder cranialen und caudalen Randsaum kurzweg als »Gipfelsaum« bezeichnet werden darf, gehen beide Abschnitte kontinuirlich in einander über. Auch auf der Extremitätenleiste sind die Dermatome primitiv noch in cranio-caudaler Richtung neben einander angeordnet. Und wenn wir das System am meist distalen Abschnitt der Extremität betrachten, dann fällt es auf, dass wir hier die ursprüngliche regelmäßigere Anordnung der Dermatome noch in radio-ulnarer Richtung wiederfinden. Die radio-ulnare Richtung an der Extremität ist homolog mit der cranio-caudalen Richtung am Rumpfe. Wohl sind auf der Hand die Dermatomengrenzen sehr verwischt. Aber wie doch aus meinen Befunden sich ableiten lässt und von Türck und Sherrington (l. c.) auf Grund ihrer Experimente hervorgehoben wird, ist es ohne Zweifel, dass jedem Spinalnerven an der Hand ein Gebiet zukommt, in dem er überherrscht und dass die Bezirke, wo die auf einander folgenden Spinalnerven als Hauptnerven auftreten, in radio-ulnarer Richtung angeordnet sind.

Es darf uns nicht wundern, dass wir den ursprünglichsten Zustand noch am reinsten am meist distalen Abschnitt der Extremität bewahrt finden. Ist derselbe doch von jenem Theil der Extremitätensprosse ableitbar, der am ersten sich aus dem Körper herausbuchtete. Der ursprüngliche Gipfelsaum der Extremitätenleiste wird zum distalen Rande der Extremität. Die Dermatome, welche sich um diesen Rand herumschlingen, belehren uns, im Bereiche welcher Segmente die Leiste auszuwuchern anfing. Dieselbe streckte sich also beim Menschen vom sechsten bis zum neunten Segment aus. Den cranialen Randsaum der Leiste deckte das sechste Dermatom, den caudalen das neunte. Nur das siebente und achte umschlangen in ihrer ganzen Breite den Gipfelsaum (Fig. 9). Damit ist der Grund für den Zustand an jenem Theil des Dermatomensystems gelegt, der Hand und distalen Theil des Vorderarms bedeckt. Die Dermatome reihen sich hier in primitivster Weise an einander und weisen nur

Fig. 9.

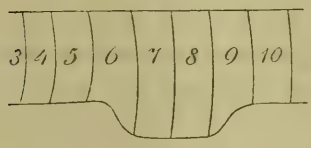
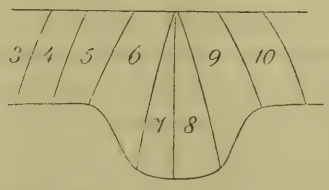


Fig. 10.



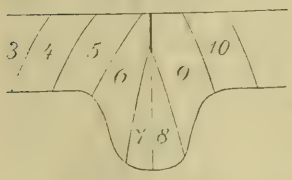
Erklärung im Text.

Primärgrenzen auf. Eben so wie dieselbe einst die dorsale und ventrale Fläche der Leiste überkleideten (in Fig. 9 und folgenden, ist nur die ventrale Fläche dargestellt), und am Gipfelsaume von der einen auf die andere Fläche umbogen, so überdecken die Dermatome auch die dorsale und ventrale Fläche der Hand mit zwei Portionen, welche an dem distalen Rand der Extremität in einander übergehen.

Aber die Extremität wächst weiter aus dem Rumpfe heraus und fängt an eine größere Selbständigkeit zu gewinnen. Die sie deckende Haut erfährt durch die schnelle Volumzunahme der inneren Muskel- und Skelettheile eine Zerrung. Diese Zerrung wird am stärksten sein in jenem Theil der Haut, welcher über den Gipfelsaum hinwegzieht. Es wird also besonders das siebente und achte Dermatom diesem Einfluss unterliegen. Unter dieser Influenz fangen beide Dermatome an, ihren Kontakt mit der ventralen Medianlinie zu verlieren. Sie werden von dieser Linie gleichsam abgezogen. Die

beiden Dermatome werden an der ventralen Medianlinie allmählich schmäler, es nähern sich die ventrale Primärgrenze des siebenten und die caudale Primärgrenze des achten Dermatoms einander (Fig. 10). Der gürtelförmige Charakter beider macht einem mehr keilförmigen Platz. Die Spitze des Keiles ist der ventralen Medianlinie zugekehrt.

Fig. 11.



Erklärung im Text.

Es verlängert sich gleichzeitig die Primärgrenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom. Dieser Vorgang geht so weit, bis schließlich an der ventralen Medianlinie die vordere Grenze des siebenten Dermatoms mit der hinteren an der Stelle zusammenstößt, wo letztere die ventrale Medianlinie erreicht. Statt bandförmig ist das siebente Dermatom jetzt vollkommen keilförmig geworden.

Ein weiteres Fortschreiten dieses Vorganges muss jetzt nothwendig zur Entstehung der für die metamere Innervation der Extremität charakteristischen Differenzirungsgrenze führen. Eine nächstfolgende Erscheinung ist doch, dass die vordere Grenze des siebenten Dermatoms ihren Zusammenhang mit der ventralen Medianlinie ganz aufgiebt. Dadurch werden zwei ursprünglich ganz von einander getrennte Dermatome, das sechste und achte, in unmittelbare Berührung mit einander gebracht. Es bildet sich zwischen ihnen eine gemeinschaftliche Grenze, welche nicht primär ist, sondern erst während und durch die Differenzirung der Extremität zu Stande kommt, wesshalb ich derselben den Namen »Differenzirungsgrenze« beigelegt habe. Diese Differenzirungsgrenze muss also als unmittelbare Fortsetzung der Primärgrenze zwischen dem siebenten und achten Dermatom anfangen.

Lang aber kann diese Differenzirungsgrenze zwischen dem sechsten und achten Dermatom nicht sein, denn die hintere Primärgrenze des achten Dermatoms giebt eben so ihren Verband mit der ventralen Medianlinie bald auf bei dem weiteren Längewachsthum der Extremität. Hiervon muss eine direkte Berührung des sechsten und neunten Dermatoms die nothwendige Folge sein (Fig. 11).

Das siebente und achte Dermatom haben dann ihre Beziehungen zum Rumpfe an der Ventralseite ganz preisgegeben. Und da an der dorsalen Seite der Extremitätenanlage dieselben Vorgänge, sei es auch in anderer Reihenfolge, sich abspielen, verlieren beide Dermatome ganz ihren Zusammenhang mit dem Rumpfe. — Es entsteht an der Stelle, wo sie sich von der ventralen Medianlinie und dorso-

lateralen Linie frei gemacht haben, am Rumpfe ein Hiat in der serialen Aufeinanderfolge der Dermatome. Je mehr die Extremitätenleiste sich zum Extremitätenstummel entwickelt, je mehr die Extremität an Selbständigkeit gewinnt, seine Längsachse wächst, desto mehr entfernen sich beide Dermatome vom Stammtheil des Körpers.

Während sich diese Abänderungen am siebenten und achten Dermatom abspielen, hat eben so das sechste Dermatom seine Lagerungsbeziehungen und seine Form geändert. Ursprünglich cirkulär zur Körperachse gestellt, tritt es allmählich in nähere Beziehungen zur Extremitätenachse. Es wendet sich im Ganzen mit seinem medialen Abschnitt caudalwärts, während gleichzeitig das neunte Dermatom sich mit dem gleichen Abschnitt cranialwärts wendet. Da

Fig. 12.

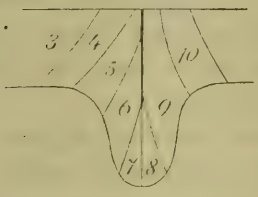
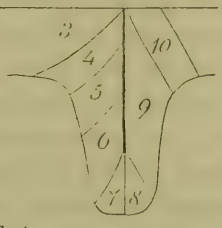


Fig. 13.



Erklärung im Text.

sich an der dorsalen Fläche der Extremitätensprosse gleiche Vorgänge abspielen, muss das sechste Dermatom allmählich einen schräg gezogenen Halbring um den cranialen Rand der Extremitätensprosse bilden, einen Halbring, der an beiden Flächen seinen Abschluss von der Differenzirungsgrenze empfängt (Fig. 10 und 11).

Durch die weitere Achsenverlängerung der Extremität nähert sich die craniale Primärgrenze des sechsten Dermatoms längs der ventralen Medianlinie der Differenzirungsgrenze, hebt schließlich ihre Verbindung mit jenen auf, wodurch die Differenzirungsgrenze zwischen dem fünften und neunten Dermatom ihren Verlauf erhält (Fig. 12). Auch das sechste Dermatom verliert ganz seinen Zusammenhang mit dem Rumpfe und wird ausschließlich Extremitätendermatom.

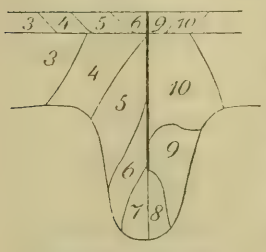
Während diese Vorgänge sich in der Nachbarschaft der Medianlinie abspielen, ändert sich ebenfalls der Zustand am Rande der Extremitätensprosse. An dem aus dem Gipfelsaum der Leiste sich

bildenden distalen Rande der Extremität bleibt der Zustand unverändert. Der craniale und caudale Rand aber verlängern sich gemäß des Längenwachsthums der Gliedmaße außerordentlich. Ursprünglich reichten das sechste Dermatom an dem cranialen Rande und das neunte an dem caudalen reichlich zur Überdeckung aus, ja setzten sich noch cranialwärts und caudalwärts auf den indifferenten Körperabschnitt fort (Fig. 10). Es dehnt sich aber die Extremitätenanlage kopfwärts und schwanzwärts aus, wodurch an der cranialen Seite das sechste Dermatom mit seiner ganzen Breite in dem cranialen Rande der Extremitätensprosse aufgenommen wird.

Das fünfte Dermatom wiederholt im Ganzen die Erscheinungen, welche am sechsten zu verzeichnen waren. Es schiebt sich seine craniale Primärgrenze in caudaler Richtung längs der ventralen Medianlinie, kommt mit der Differenzirungsgrenze in Berührung, zerbricht ihren Zusammenhang mit der erwähnten Linie, wodurch das vierte und neunte Dermatom zur Berührung gelangen. Beim weiteren Fortwachsen der Extremität wird das fünfte Dermatom ganz in dieselbe bezogen und bildet, wie das sechste, einen Halbring um den cranialen Rand der Gliedmaße (Fig. 13).

Auch das vierte Dermatom findet seine schließliche Ausbildung fast ganz durch die Entwicklung der Extremität bedingt, und dass selbst das dritte sich nicht ganz diesem Einfluss entziehen konnte, davon legt der Umstand Zeugnis ab, dass dasselbe caudal noch eine kurze Strecke von der Differenzirungsgrenze umgrenzt ist.

Fig. 14.



Erklärung im Text.

Am caudalen Rande der Extremität gewinnt schließlich das zehnte Dermatom noch Beziehungen — wenn auch nicht ausgiebige — zur Extremität, nämlich nicht an der Ventralfläche, da hier das neunte Dermatom niemals seine Verbindung mit der ventralen Medianlinie des Rumpfes preisgiebt. An der dorsalen Fläche verliert es den Zusammenhang mit der dorso-lateralen Linie (Fig. 14).

Die Vergleichung von Fig. 13 mit Fig. 14, welche Skizze respektive die ventrale und die dorsale Fläche mit den schließlichen Lagerungsverhältnissen der Dermatome darstellen, lässt zwei Erscheinungen ans Licht treten.

Erstens legen beide Figuren davon Zeugnis ab, dass der Übertritt der Dermatome auf die Extremität am cranialen Rande in einem schnelleren Tempo erfolgte als am caudalen Rande. Besonders ist

diese Erscheinung an der Ventralfläche zu beobachten. Daher finden sich cranial von der Differenzirungsgrenze mehrere Dermatome als caudal. Wir dürfen auf Grund unserer Befunde schließen, dass die erste Ausbuchtung der Extremitätenleiste in die ganze Breite vom siebenten und achten Dermatom (Segment) fiel und von dort ein wenig auf das sechste und neunte übergriff. Später breitete sich die Leiste in cranialer Richtung durch das sechste und fünfte bis in das vierte aus, caudalwärts erreichte dieselbe aber nur das zehnte Dermatom. Dem Theil der Extremität, der sich am ersten ausbuchtet, der zum distalen Theil der Extremität ward, kommt also in Bezug zur ganzen Anlage eine geringe caudale Lagerung zu. Dieser Befund am sensibelen Nervensystem stimmt mit einem am Muskelsystem überein. Es wird sich später zeigen, dass sich im distalen Theil der freien Extremität Material von mehr caudalen Myotomen findet als im proximalen.

Eine zweite Erscheinung, die uns trifft, ist die, dass die dorsale und ventrale Differenzirungsgrenze nicht gleiche interdermatomale Beziehungen aufweisen. Die dorsale verläuft als Ganzes zwischen mehr caudalen Dermatomen als die ventrale. Die Ursache dieser Erscheinung lässt sich schwer erforschen. Man kann sich denken, dass, wenn die cranio-caudale Achse der Extremitätenanlage der Rumpfachse genau parallel verläuft, die dorsale Fläche der Anlage also rein dorsal, die ventrale Fläche rein ventral schaut, dass dann die mechanischen Einwirkungen in den dorsalen und ventralen Abschnitten der einzelnen Dermatome während des Längenwachsthums der Extremität genau äquivalent sind, wodurch dorsale und ventrale Differenzirungsgrenzen gleiche interdermatomale Beziehungen erlangen müssen. Denn in solchem Falle wird z. B. die craniale Primärgrenze des sechsten Dermatoms gleichzeitig ihren Verband mit der ventralen Medianlinie und der dorsalen Linie lösen. Denkt man sich aber die erwähnte Achse schräg zur Rumpfachse verlaufend, so dass die Extremitätenleiste als eine mehr oder weniger schräg gestellte sich vorthut, die ventrale Fläche z. B. ein wenig kopfwärts, die dorsale ein wenig schwanzwärts schaut, dann kann der dorsale Theil des Dermatoms seine Verbindung mit der dorso-lateralen Linie nicht mehr gleichzeitig lösen mit dem ventralen Theil, die seinige mit der ventralen Medianlinie, denn beide Stücke sind ungleich groß. Daraus muss folgen, dass die Differenzirungsgrenzen dorsal und ventral in Charakter verschieden sind.

Der distale Rand ist von vier Spinalnerven innervirt. Das ist

ein erster Beweis dafür, dass die Fingerbildung beim Menschen nicht in einem derartigen Konnex mit der ursprünglichen polymeren Anlage der Extremität steht, dass jeder Finger einem Segment entspricht, wie es von älteren Autoren (Goodsir) wohl behauptet ist. Wäre solches der Fall, so müssten sich fünf Spinalnerven an der Innervation der Hand betheiligt haben. Absichtlich drücke ich mich mit Bezug auf die Frage der Segmentalbedeutung der Finger beim Menschen so reservirt aus. Erstens weil die plurispinale Innervation der Fingerhaut das sensibele Nervensystem als unzulänglich kennzeichnet, um diese Frage zu entscheiden oder ihrer Lösung näher zu bringen. Zweitens aber steht und fällt das Problem des segmentalen Charakters der Finger nicht mit dem Nachweis, dass jeder Finger nur von einem Spinalnerven innervirt ist oder nicht. Denn jedem Segment können zwei Finger zugehörig sein. Dass die Finger und Metacarpalien ableitbar sind, wie es schon 1856 von Goodsir (16) behauptet ist, von den Actinalien der Flosse, wird wohl nicht in Zweifel gezogen werden. Es muss also erstens, ehe der eventuelle segmentale Charakter des Actino- und Phalangopodiums der terrestralen Formen erkannt werden kann, der homologe Abschnitt der Flosse auf diese Frage geprüft werden. Nach den Untersuchungen von Rabl (36) und Mollier (29) scheint bei den Selachiern jedes Segment, das an der Extremitätenbildung betheiligt ist, zwei Actinalien aus sich entstehen zu lassen.

Ein Vergleich dieser Angabe mit diesbezüglichen Mittheilungen von Klaatsch (21) über Crossopterygier, warnt vor zu schneller Verallgemeinerung dieses Regelmaßes. Bemerkenswerth jedoch ist es, dass wie Klaatsch in Übereinstimmung mit Pollard (35) angiebt, nur fünf Spinalnerven die Muskulatur der vorderen Extremität der Crossopterygier innerviren, die Flosse sich desshalb nur aus fünf Segmenten bildete, während nach erstgenanntem Autor die Zahl der Actinalien auf fünfzehn steigt (l. c. pag. 30). Es sind besonders mit dieser Frage sich beschäftigende Untersuchungen abzuwarten.

Die bis jetzt gegebene mechanische Vorstellung der Entstehungsweise des Dermatomensystems darf als Hilfsmethode zum Verständnis des Systems herbeigezogen werden, eine befriedigende ätiologische Erklärung ist sie durchaus nicht. Denn es erhebt sich doch sofort die Frage, warum das siebente oder achte Myotom seinen Verband mit der ventralen Medianlinie aufgegeben hat, warum es nicht durch eine Ausdehnung, welche gleichen Schritt mit dem Längenwachsthum der Extremität hielt, sich in eine oder zwei Zonen um-

gebildet hat, welche die ganze Extremität in proximo-distaler Richtung überstreichen.

Zum Verständnis dieses Werdens müssen wir die Lagerung des Spinalnerven im Segment näher ins Auge fassen. Wenden wir uns hierfür zu den Verhältnissen bei den Selachiern, bei welchen man wohl nicht die primitivsten Verhältnisse antrifft, aber bei denen die Eigenthümlichkeit, worauf ich die Aufmerksamkeit lenken muss, in ausgesprochenerer Weise vorhanden ist. Der Spinalnervenstamm nämlich verläuft hier längs der Visceralfläche des Myotoms, sendet an mehreren Stellen in gesetzmäßiger Weise Äste in die Muskulatur. Diese Äste sind entweder allein motorisch oder gemischt. Aus der Lagerungsbeziehung des Spinalnervenstammes zum Myotom folgt, dass bei den Selachiern die Hautäste ihr Endgebiet nur nach Perforation der Muskulatur erreichen können. Beim Menschen ist der Spinalnervenstamm im Brustgebiet nur eine ganz kurze Strecke mit der Cölombekleidung in Kontakt, senkt sich bald in das Myotommaterial hinein und spaltet dasselbe wie in eine visceral- und parietal gelagerte Lamelle. Aber niemals verändert sich die Lagerung ganz, so dass der Spinalnerv auf der Oberfläche der Myotomderivate verläuft[1]. Auch bei den höheren Formen sind die sensibelen Fasern gezwungen, Muskelmaterial zu durchsetzen, um die Haut erreichen zu können. Und dies gilt nicht nur von den Rumpfmyotomen, sondern eben so von solchen, welche an der Ausbildung der Extremitätenmuskulatur betheiligt sind. Sowohl der dorsale als der ventrale Ast, worin der Extremitätennerv sich spaltet, verläuft innerhalb der dorsalen resp. ventralen Muskelmasse. Auch hier müssen desshalb die sensibelen Fasern Muskelmaterial durchsetzen, um unter die Haut zu gelangen.

Fassen wir nun z. B. die ventralen sensibelen Fasern des siebenten Spinalnerven ins Auge. Um die Haut zu erreichen mussten diese Fasern erst ventrales Muskelmaterial perforiren. Bei der Differenzirung der Muskulatur kommt also diese Perforationsstelle in eine gewisse Beziehung zu der Muskulatur und zu gewissen Muskeln. Diese Perforationsstelle, welche man sich in den frühesten Stadien der Entwicklung dem Rumpfe sehr benachbart denken darf, stellt für die sensibelen Elemente einen Fixationspunkt dar. Der Verlauf der Fasern von der Peripherie in die Tiefe ist an diese Stelle gebunden.

[1] Die abweichenden Verhältnisse an den Kopfmyotomen können hier übergangen werden.

Rücken nun die in Bildung begriffenen Muskeln und ihre Sehnen während des Längenwachsthums der Extremität distalwärts, so wird mit ihnen der Fixationspunkt allmählich weiter distalwärts auf die Extremität verlegt. Fand sich dasselbe gerade in der sich zwischen zwei Muskeln bildenden Spalte, so vermag es sich mehr oder weniger zwischen diesen Muskeln augenscheinlich in proximaler Richtung zu verschieben. Die Differenzirung der Muskulatur übt also Einfluss auf die Stellen aus, wo später die Spinalfasern in die Haut gelangen. Eine gleiche Rolle spielt die oberflächliche Extremitätenfascie. Ist dieselbe noch wenig entwickelt, besteht dieselbe noch aus lockerem Mesenchymgewebe, so kann die Perforationsstelle der Nerven sich noch während des embryonalen Längenwachsthums der Extremität durch dieselbe proximalwärts verschieben. Ist aber die Fascie so weit entwickelt, dass ihre Elemente strafferer, stärkerer Natur geworden sind als die Nervenfasern, dann leisten sie genügenden Widerstand gegen eine solche Verschiebung. Früher oder später erlangen desshalb die sensibelen Nervenfasern ihre unabänderlichen Fixationspunkte zwischen den Muskeln und in der Fascie. Mit dem Längenwachsthum der Extremität rücken diese Punkte immer weiter distalwärts.

Wollte nun z. B. das Gebiet des siebenten Spinalnerven sich über den Rumpf hinausstrecken, wie er es in einer früheren Epoche der Entwicklung wohl that, zugleich aber den distal von seinem Fixationspunkte gelagerten Bezirk innerviren, dann müssten nothwendig vom Fixationspunkte aus die Nervenfasern in zwei Richtungen ausstrahlen. Erstens müsste ein Theil derselben in distaler Richtung sich ausbreiten und gemäß der Längenzunahme vom Fixationspunkte bis zum distalen Rande der Extremität sich verlängern. Ein zweiter Theil müsste vom Fixationspunkte aus eine proximale Richtung einschlagen und je schneller die Extremität wächst, desto schneller müssten diese sich verlängern, um ihr Endgebiet am Rumpfe bis neben der ventralen Medianlinie beizubehalten. Nur bei einem derartigen Vorgang würde das Dermatomensystem aus regelmäßig über die Extremität verlaufenden Längszonen bestehen können, würde sich keine Differenzirungsgrenze ausbilden können. Aber so etwas geschieht in der That nicht. Die Fixationspunkte haben sich durch das Längenwachsthum distalwärts vom Rumpfe entfernt, aber von diesen Punkten aus sehen wir die Fasern sämmtlicher Spinalnerven nur in einer einzigen Richtung verlaufen, nämlich distalwärts. Ein proximaler Verlauf von Fasern, welcher bei dem Herabrücken der Fixationspunkte im Stande gewesen sein würde, das Dermatom eines

Segmentes in eine die ganze Länge der Extremität überstreichende Längszone umzubilden, hat sich nicht eingestellt. Dadurch muss proximalwärts von dem Fixationspunkte eines jeden Spinalnerven gleichsam ein successives Einströmen von Dermatomen vom Rumpfe her auf die Extremität entstehen.

Dass wir einen Verlauf der sensibelen Fasern an der Extremität in proximaler Richtung nicht beobachten, findet vielleicht seine Ursache in folgender Überlegung, mit der wir schließlich doch wieder ein mechanisches Moment einführen. Die Haut folgt während der Entwicklung passiv der Volumzunahme der Extremitätenbestandtheile. Diese Volumzunahme äußert sich überwiegend in longitudinaler Richtung. Es ist als erlitten die Hautelemente einen Zug in distaler Richtung. Und einen selbigen Zug müssen die mit den Hautelementen verknüpften sensibelen Fasern erleiden, sie werden alle in distaler Richtung verzogen.

Wie aus Fig. 3 zu ersehen ist, haben wir es am Oberarme mit einem proximalwärts strebenden Ast und zwar des fünften Spinalnerven zu thun. Ich werde später, wenn über die Ätiologie der Anatomie des Nervensystems die Rede sein wird, auf diese Erscheinung weiter eingehen, welche meines Erachtens dadurch erklärt werden muss, dass der Oberarm sich erst später als selbständiges Extremitätenglied vom Rumpfe freimacht. Das Gebiet dieses Nerven war also ursprünglich nicht so sehr Extremitätengebiet, als vielmehr noch zum Rumpfe gehörig, und die Verästelungsweise des Nerven kam also unter den Momenten zu Stande, welche für den Rumpf gültig sind, und erst später, nachdem er ein bestimmtes Gepräge erhalten hatte, wurde er in die Einflusssphäre der Extremitätenbildung hineinbezogen, behielt aber noch einstmals erworbene Merkmale bei.

Mit dem Obenstehenden hoffe ich, nachdem das Dermatomensystem festgestellt ist, etwas zum Verständnis in der Weise beigetragen zu haben, in der sich dasselbe hat ausbilden können. Insbesondere weise ich darauf hin, dass man nicht den geringsten Grund hat, sich das Zustandekommen der spinalen Innervationsweise der Haut als das Resultat eines zwischen den Spinalnerven geführten Kampfes vorzustellen. Mechanische Momente spielen hier eine Hauptrolle. Und wie es mechanische Momente sind, unter deren Einfluss die Lagerung und Form eines jeden Dermatoms zu Stande kommt, d. h. der Bezirk sämmtlicher sensibeler Fasern eines Spinalnerven bestimmt wird, eben so sind es mechanische Momente, durch welche Fasern von verschiedenen Spinalnerven zu einem gemeinschaftlichen polymeren Hautnerv zusammengefasst werden.

Beziehung zwischen der Gliederung der Extremität und der Anatomie des Hautnervensystems.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, an welchen Stellen der Extremität die Spinalnervenfasern unter die Haut treten, so fällt es sofort auf, dass es an der Extremität Prädilektionsstellen giebt, wo die sensibelen Fasern die Fascie durchbohren und in das subcutane Bindegewebe gelangen. Abstrahiren wir uns zum rascheren Verständnis von dem Begriff metamere Nervenfasern und stellen uns die Frage, wo die anatomischen Hautnerven durch die Fascie treten, dann zeigt es sich, dass eine Beziehung zwischen der Gliederung der Extremität und den Punkten, wo die Hautnerven in das Unterhautbindegewebe treten, besteht. Fig. 15 lässt diese Erscheinung zu Tage treten. In der Palma manus treten oberhalb der Metacarpo-Phalangealgelenke jene Nerven durch die Palmarfascie, welche, kurz gesagt, die Ventralfläche der Finger innerviren. Weiter aufwärts treffen wir oberhalb des Pulsgelenkes an der Ventralseite die Perforationspunkte der Nerven, welche dem proximalen Bezirk der Hohlhand zustreben, als Ramus palmaris nervi ulnaris et nervi mediani. An der Dorsalfläche tritt oberhalb des Pulsgelenkes radial der Ramus superficialis des N. radialis, ulnar der Ramus dorsalis des N. ulnaris durch die Fascie. Steigen wir weiter aufwärts, so treffen wir unmittelbar oberhalb des Cubitalgelenkes die Durchtrittsstellen radial des N. cutaneus brachii externus, ulnar des N. cutaneus brachii internus major, während an der Dorsalfläche die Durchtrittsstelle des N. cutaneus brachii posterior inferior im gleichen Niveau gelagert ist. Schließlich treffen wir in der Höhe der Articulatio humeri die Stellen, wo der N. cutaneus brachii internus minor, der N. cutaneus humeri posterior und, wiewohl mehr in

Fig. 15.

Durchtrittszonen der Hautnerven an der oberen Extremität. *a* für die R. volares digitorum, *b* ventral für die beiden Rami palmares, dorsal für den R. superficialis des N. radialis und den R. dorsalis des N. ulnaris, *c* ventral für den N. cut. brachii internus major und den N. cut. brachii externus, dorsal für den N. cut. brachii posterior inferior, *d* für den N. cut. brachii internus minor und den N. cut. humeri posterior.

proximo-distaler Richtung wechselnd, jene des N. cutaneus brachii posterior superior gelagert sind.

Ungeachtet der unwesentlichen Höhendifferenzen ist es nicht zu verkennen, dass das Hautnervensystem uns in dieser Erscheinung etwas Typisches und Gesetzmäßiges bietet. Die Gesammtzahl der Hautnerven findet ihre Stellen, an denen sie zur Haut treten, in vier cirkulär die Extremität umkreisende Zonen verlegt, welche in einem merkwürdigen Zusammenhang mit der anatomischen Gliederung des Extremitätenskelettes stehen. Eine Zone liegt oberhalb des phalangopodialen Abschnittes, eine oberhalb des basipodialen, eine oberhalb des zeugopodialen und schließlich fällt eine vierte Zone mit dem proximalen Ende des Stelepodiums zusammen. Die drei proximalen Zonen weisen Perforationspunkte für ventrale und dorsale Nerven auf, die meist distale nur solche für ventrale. An der unteren Extremität hat auch die meist distale Zone einen dorsalen Perforationspunkt für den Hautast des N. peroneus profundus. Phalangopodium, Basipodium, Zeugopodium und Stelepodium, sie haben jedes ihre eigenen Nerven. Nur dem Actinopodium fehlen an der oberen Extremität solche. Ich wünsche dem Vorwurf, dass ich die Erscheinungen gewaltsam zusammenzwinge, zu entgehen und werde desshalb keinen besonderen Werth auf jene Zweige des Medianus und Ulnaris legen, welche unterhalb des Ligamentum carpi transversum die Palmarfascie durchsetzen, obwohl es mir scheint, dass diese Zweige im Rahmen der hier erwähnten allgemeinen Erscheinung sicher nicht werthlos sind, besonders nicht, wenn wir in Betracht ziehen, dass deren Analoga in der Planta pedis so viel stärker entwickelt sind. Vielleicht haben wir in diesen schwach entwickelte, dem Actinopodium der oberen Extremität eigene Hautnerven zu sehen. Vollständiger wird noch das Bild, wenn wir einen Hautnerv eintragen, der zwar aus der menschlichen Form verschwunden ist, bei seinen nächsten Verwandten aber noch auftritt und auch beim Menschen als Variation beobachtet ist. Ich meine den N. interosseus externus, den Hautast des R. profundus nervi radialis, der sich an der Dorsalfläche des zweiten und dritten Fingers zu vertheilen vermag. Wie Westling habe auch ich diesen Hautnerv beim Orang wiedergefunden. Dessen Perforationspunkt durch die Fascie fällt in die Zone oberhalb des Phalangopodiums, das also in diesem Falle eben so wie am Fuß einen dorsalen Perforationspunkt aufweist.

Aus dem Obenstehenden geht hervor, dass eine Beziehung zwischen der Gliederung der Extremität und den Stellen besteht, wo

die Hautnerven unter die Haut gelangen und wohl in dem Sinne, dass es eine Perforationszone oberhalb jeden Gliedes der Extremität giebt. Freilich ist das Bild beim Menschen nicht komplet. Ich glaube aber, dass wir in jenem, was beim Menschen davon zu erkennen ist, einen Hinweis haben, ob nicht die vergleichende Anatomie des Hautnervensystems in dieser Erscheinung einen Ausgangspunkt für weitere Forschung besitzt. Sie kann sich die Frage stellen, ob sich diese Beziehung auch für niedere andere Formen bestätigt und ob bei jenen das Gesammtbild vollständiger ist. Aus der Antwort auf diese Frage können wir uns vielleicht eine Vorstellung über die Natur dieser Korrelation bilden, für welche ich mir bis jetzt keine befriedigende Erklärung zu geben vermocht habe.

Die Verästelungsweise der Spinalnerven in der Haut der Extremität.

Ersetzen wir jetzt den Begriff von anatomischen Hautnerven durch jenen der sensibelen Theile der Spinalnerven, so kommen wir zu dem Satz, dass es Prädilektionsstellen giebt, wo die sensibelen Fasern der Spinalnerven unter die Haut treten und dass eine Beziehung zwischen diesen Stellen und der Gliederung der Extremität vorhanden ist.

Weil die Bezirke der Spinalnerven sehr ungleich über die Extremität vertheilt sind, können wir nicht erwarten, dass jeder Spinalnerv in jeder Perforationszone Fasern zur Haut schickt. Im Gegentheil, jeder der theilnehmenden Spinalnerven beträgt sich auf seine eigene Weise in der Abgabe von Hautästen. Wir werden ihr Verhalten in dieser Hinsicht nach einander betrachten.

Fig. 16.

Die Hautäste des fünften Spinalnerven. *a* Stelepodium, *b* Zeugopodium, *c* Basipodium, *d* Actinopodium, *e* Phalangopodium.

Der fünfte Spinalnerv zeigt das einfachste Verhalten. Seine dorsalen Fasern treten nur an einer einzigen Stelle als Elemente des N. cutaneus humeri posterior unter die Haut, also in der meist proximalen Durchtrittszone. Auch die ventralen Fasern zeigen nur einen

einzigen Perforationspunkt. Dieser findet sich aber in die nächstfolgende, die präzeugopodiale Zone verlegt. Hier treten sie mit dem N. cutaneus brachii externus zum Vorschein (Fig. 16).

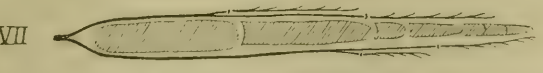
Der sechste Spinalnerv weist plötzlich eine viel größere Anzahl Stellen auf, wo seine Äste unter der Haut ihre Bahn anfangen. Es kommen doch den ventralen wie den dorsalen Fasern je drei derartige Stellen zu. Ein Theil der ventralen Fasern kommt in der präzeugopodialen Zone zum Vorschein als Elemente des N. cutaneus brachii externus, ein anderer Theil in der präbasipodialen Zone, in den Ramus palmaris des Medianus, ein dritter Theil in der präphalangopodialen Zone, in den Fingerästen des N. medianus. Die dorsalen Fasern treten in der meist proximalen Perforationszone als Elemente des N. cutaneus humeri posterior aus, ein zweiter Theil in der präzeugopodialen Zone als Elemente des N. cutaneus brachii posterior inferior, ein dritter Theil in der präbasipodialen Zone, wo sie durch den Ramus superficialis nervi radialis zur Haut geleitet werden (Fig. 17).

Fig. 17.

Die Hautäste des sechsten Spinalnerven.

Der siebente Spinalnerv zeigt wieder andere Verhältnisse. Die ventralen Elemente kommen an zwei Stellen — besser in zwei der vier Zonen — in die Haut, nämlich in der präbasipodialen, mittels des R. palmaris, des N. medianus und in der präphalangopodialen mittels der Fingeräste derselben Nerven. Auch die dorsalen Fasern finden in zwei Zonen ihre Perforationspunkte, nämlich in der präzeugopodialen mittels des N. cutaneus brachii posterior superior und in der präbasipodialen mittels des R. superficialis des N. radialis (Fig. 18).

Fig. 18.

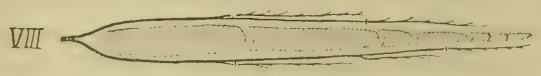


Die Hautäste des siebenten Spinalnerven.

Wieder ein anderes Verhältnis zeigt der achte Spinalnerv, dessen ventrale Elemente in drei, dessen dorsale Elemente in zwei Zonen an die Peripherie treten. Die ventralen Elemente finden, dem N.

cutaneus brachii internus major angeschlossen, einen Durchtrittspunkt in der präzeugopodialen Zone, dem R. palmaris nervi ulnaris angeheftet, einen solchen in der präbasipodialen, und dem Fingeraste des N. ulnaris und N. medianus beigefügt einen dritten in der präphalangopodialen Zone. Die dorsalen Fasern sind auf zwei Zonen angewiesen, eine Perforationsstelle findet sich in der präzeugopodialen Zone, wo der N. cutaneus brachii posterior inferior diese Fasern zur Haut führt, eine zweite liegt in der präbasipodialen Zone, wo dieselben durch den R. superficialis des N. radialis und den R. dorsalis des R. ulnaris an die Oberfläche kommen (Fig. 19).

Fig. 19.



Die Hautäste des achten Spinalnerven.

Der neunte Spinalnerv kommt eben so in mehreren Zonen zu der Peripherie, doch ist es nicht leicht, für alle zu entscheiden, ob sie dorsaler oder ventraler Natur sind. Für jene Fasern, welche in den zwei distalen Zonen zur Oberfläche treten, darf hierüber wohl kein Zweifel bestehen. Ventrale Fasern treten durch die Fingeräste des N. ulnaris und des N. medianus in der präphalangopodialen Zone aus und durch den R. palmaris des N. ulnaris in der präbasipodialen Zone, dorsale mittels des R. dorsalis des N. ulnaris gleichfalls in letztgenannter Durchtrittszone. Weiter treten noch Fasern zur Oberfläche mittels des N. cutaneus brachii internus major in der

Fig. 20.

Die Hautäste des neunten Spinalnerven.

präzeugopodialen Zone, mittels des N. cutaneus brachii internus minor in der meist proximalen Perforationszone. Andere waren an jenem Nerv angeschlossen, welcher an meinem Präparat die Stelle des N. cutaneus brachii posterior superior vertrat, aber nicht dem Radialis, sondern dem N. cutaneus brachii internus minor angelegt war (Fig. 20).

Ich schließe mich also nicht jenen Autoren an, welche den N. ulnaris ohne Weiteres als einen ventralen Nerv würdigen. Meiner

Meinung nach führt dieser Nerv sensibele Fasern, welchen ein dorsaler Charakter zugeschrieben werden muss.

Das Obenstehende zeigt uns, wie verschieden die Verästelungsweise der Extremitätenspinalnerven an der Haut der Extremität ist. Jeder Spinalnerv hat seine eigene Verästelungsweise. Nur dieses haben alle gemeinsam, dass sie sich in dorsale und ventrale Fasern spalten und dass die Stellen, wo ihre Äste unter die Haut gelangen, etwas Korrelatives mit der Gliederung der Extremität zeigen. Die Zahl ihrer Hautäste aber, die Perforationszonen, welche sie benutzen, sind für jeden Nerv verschieden. Und darin zeigen uns die Extremitätenspinalnerven eine Differenz mit jenen des Rumpfes. Hier hat man einen gemeinschaftlichen, den sogenannten Intercostaltypus, den man bei allen Rumpfnerven wiederfindet. Die Spinalnerven der Extremität verästeln sich aber in der Haut derselben atypisch. Diese Erscheinung ist für uns von großem Werth. Erstens führt sie uns zu der Erkenntnis, dass jeder Versuch, eine Homologie zwischen den Hautnerven der Extremität und den Ästen der spinalen Rumpfnerven zu finden, ein verfehlter ist. Ich mache aber unmittelbar eine Restriktion für den proximalen Bezirk der Extremität, wie im Laufe dieser Extremität weiter aus einander gesetzt werden wird. Eine derartige Homologisirung würde nur zu Recht bestehen können, wenn primo alle spinalen Extremitätennerven einen gleichen Verästelungstypus zeigten und secundo, wenn wir diesen Verästelungstypus abzuleiten vermöchten von dem Rumpfnerventypus. Meiner Meinung nach liegt aber einem derartigen Versuch auch schon ein principieller Fehler zu Grunde. Man sucht Homologien zwischen Rumpfnervenästen und Hautnerven der Extremität. Das aber sind keine gleichwerthigen Gebilde. Die Rumpfnervenäste sind Theile eines Spinalnerven; die Hautäste der Extremität sind aus Elementen mehrerer Spinalnerven konstituirt und das oben Erörterte zeigt, dass diese konstituirenden Elemente unter sich nicht den homologen Theilen der Spinalnerven, woraus sie entstammen, entsprechen. Überdies der Rumpfnerventypus ist nicht eine primäre Erscheinung; schon dieser Typus ist ein Resultat. Er entsteht unter dem direkten Einfluss und ist abhängig von der Differenzirungsweise des Rumpfsegmentes. Mit der Umwandlung dieser Differenzirungsweise in jene des Extremitätensegmentes geht dieser Typus völlig verloren. Es sind neue Momente, welche die Verästelungsweise der Extremitätenspinalnerven beherrschen. Und so wie das Extremitätensegment ontogenetisch sich nicht erst wie ein Rumpfsegment entwickelt, son-

dern unmittelbar sich als Extremitätensegment zu differenziren anfängt, eben so geht ontogenetisch die Verästelungsweise eines Extremitätenspinalnerven nicht hervor aus einer, welche dem Intercostaltypus ähnlich ist.

Das Atypische und die für jeden Spinalnerv der Extremität eigene Verästelungsweise zeigt uns auch, dass dieses keine Funktion des Spinalnerven selbst ist. Die Art der Ramifikation eines Spinalnerven in der Extremität ist abhängig von der Weise, worauf ihr peripheres Gebiet an der Differenzirung der ganzen Extremität betheiligt ist. Kein einziges Extremitätensegment differenzirt sich wie eines seiner Genossen, ein jedes zeigt specifische Merkmale nicht nur in der Lagerung und Form seines Dermatoms, sondern auch nicht weniger in der topographischen Lagerung der aus jedem Myotom hervorgehenden Muskeln. Da nun die Verästelungsweise eines Spinalnerven immer ein Resultat der Differenzirung seines Endgebietes ist, muss jeder spinale Extremitätennerv eine eigene Ramifikation zeigen, denn die mechanischen Momente, welche die Verästelung hervorrufen, sind in jedem Segment verschiedene. Wir haben das oben an der Hand der sensibelen Äste der spinalen Extremitätennerven gezeigt, später werden wir es für den motorischen Abschnitt ausführen.

Die Metamerie der Extremitätenmuskulatur, ihre Bedeutung und allgemeinen Charaktere.

Es lässt sich die Frage aufwerfen, welche Bedeutung der Metamerie der Extremitätenmuskulatur zuzuschreiben ist, ob dieselbe in gewisser Verwandtschaft zu der primären Metamerie der Rumpfmuskulatur steht oder ob beide Parallelerscheinungen sind. Diese Frage ist durch vergleichend segmentalmyologische Untersuchungen zu lösen. Allein dazu liegen bis jetzt noch keine Mittheilungen vor — und wir dürfen uns glücklich schätzen, dass die embryologische Litteratur schon genügende Arbeiten über die Entstehung der Extremitätenmuskulatur aufzuweisen vermag, um uns eine befriedigende Auffassung über diese Frage zu bilden.

Die Litteratur über die Herkunft der Extremitätenmuskulatur ist schon eine ziemlich ausgiebige. Fast in jeder Klasse der Wirbelthiere liegen Beobachtungen vor. Für die Selachier sind solche zu verzeichnen von Balfour (1), Dohrn (8), Kaestner (20), Mollier (29), Rabl (36), für die Teleostier von Oellacher (31), Cor-

NING (7), BOYER (6), für die Ganoiden von MOLLIER (30), für die Amphibien von MAURER (27) und FIELD (13), für die Vögel von PATERSON (34), FISCHEL (14), KAESTNER (l. c), für die Mammalia (Mensch und Maulwurf) von KOLLMANN (25).

PATERSON, welcher die Vögel zum Untersuchungsobjekt wählte, nimmt in seiner citirten Arbeit einen von allen anderen genannten Forschern verschiedenen Standpunkt ein. Was die Auffassung dieses Autors charakterisirt, ist die Annahme, dass das Muskelmaterial der Extremität aus dem mesoblastischen Zellmaterial der Extremitätenleiste entstehen sollte, die Myotome wachsen nicht in die Extremitätenleiste ein. Also hat das Muskelmaterial genetisch keine Verwandtschaft zur Rumpfmuskulatur. In dieser Auffassung steht PATERSON ganz allein, die übrigen genannten Autoren geben in den meist dubiösen Fällen wenigstens eine Theilnahme der Rumpfmyotome an der Bildung der Extremitätenmuskulatur zu. Nun finde ich in dem bekannten Atlas von DUVAL von der Ontogenie des Hühnchens (9) eine Masse Bilder, worin die Betheiligung der Myotome an der Extremitätenmuskulatur evident ist, da dieselbe mit ihrer Ventralkante, gemäß den verschiedenen Entwicklungsstadien, verschieden weit in die Extremitätenanlage hineinragen.

Wir haben keinen Grund, um nicht bei den Vögeln eine Metamerie der Extremitätenmuskulatur zu supponiren, wo dieselbe bei Menschen so deutlich sich zeigt. Ist nun die PATERSON'sche Beobachtung richtig, — woran ich zweifle — dann würde desshalb bei den von diesem Autor untersuchten Formen die Metamerie des Muskelsystems der Extremität in keiner Verwandtschaft zu derjenigen der Rumpfmuskulatur stehen. Es muss eine von dieser unabhängige neu entstandene morphologische Erscheinung sein. Wo bei den niederen Formen von mehreren der genannten Forscher ein direkter Zusammenhang zwischen der Metamerie der Rumpfmuskulatur und jener der Extremitätenmuskulatur nachgewiesen ist, kommt es uns nicht annehmlich vor, dass bei den Vögeln dieser Zusammenhang nicht bestehen sollte.

Vergleicht man den Inhalt der citirten PATERSON'schen Arbeit mit den späteren Abhandlungen dieses Autors über die segmentale Zusammensetzung des Plexus und über die spinale Innervation der Extremitätenmuskulatur, dann ist eine Inkonsequenz auffallend zwischen dem, was PATERSON objektiv wahrzunehmen vermeint hat, und seinen späteren theoretischen Betrachtungen. PATERSON leugnet die segmentale Herkunft der Gliedmaßenmuskulatur und nichtsdesto-

weniger legt er in späteren Abhandlungen so sehr den Nachdruck auf den segmentalen Charakter des Muskel- und Nervensystems der Extremität, dass er die Frage diskutirt, welcher Theil der Rumpfspinalnerven homolog mit dem ventralen Theil der Extremitätenspinalnerven zu stellen sei. (Bekanntlich gebührt Paterson die Ehre, den für unsere Auffassungen des Extremitätennervensystems so fruchtbaren Nachweis geliefert zu haben, dass der Plexus aus einem ventralen und dorsalen Theil zusammengesetzt ist.) Wie konnte nun Paterson mit Recht diese Frage stellen, da doch für ihn die Extremitätenmuskulatur nicht aus den Myotomen herstammte. Denn die gestellte Frage lässt sich in die andere umwandeln: welche Derivate des thorakalen Myotoms sind homolog mit den Derivaten des Myotoms der Extremitätensegmente. Überdies sagt der Autor: das Myotom wächst nicht in die Extremitätenanlage aus. Aber welche sind dann die Derivate eines solchen Myotoms? Nur die dorsale Muskulatur? Aber in diesem Falle giebt es nicht mehr ein einziges Homologon zwischen den Rami anteriores der Rumpfspinalnerven und den zu einem Plexus zusammengefügten Rami anteriores der spinalen Extremitätennerven. In der Überzeugung, dass die Extremitätenmuskulatur ihre Entstehung Myotomen verdankt, welche ursprünglich gleichwerthig sind mit den übrigen Rumpfmyotomen, aber einen ganz besonderen Differenzirungsgang durchmachen, werden auch wir später die obige Frage zu beantworten suchen.

Die Arbeiten der übrigen genannten Forscher zeigen, dass die Weise, worauf das Myotom in die Extremitätenanlage hineinwächst, bei den verschiedenen Vertebraten eine verschiedene ist. Bei den niederen Formen spielt dieser Vorgang sich durch Mittel von wohlunterscheidbaren und gegen einander scharf abgegrenzten Sprossen ab — von jedem Myotom zwei hinter einander gelagerte (Dohrn, Mollier, Rabl), bei den höheren Formen verliert die Ventralkante des Myotoms ihren epithelialen Charakter, löst sich in ein indifferentes Zelllager auf, welches in die Extremitätenanlage einwuchert und deren Elemente sich bald nicht mehr von jenen der mesenchymatösen Extremitätenanlage unterscheiden lassen. — Bei der in dieser Abhandlung eingeschalteten kurzen Vergleichung zwischen dem differenzirten Selachiersegment und demjenigen des Menschen werde ich den möglichen Grund dieser Differenz zwischen höheren und niederen Formen angeben. — Der Verlauf des Processes beim Menschen lässt die Frage entstehen, ob die Fibrillen der späteren Muskulatur der Gliedmaßen sich ausschließlich aus den eingewan-

derten Myotomelementen differenziren, oder ob die aus den Somatopleuren herkömmlichen Elemente der mesenchymatösen Extremitätenanlage daran mit betheiligt sind? Der absolute Beweis der ersteren Behauptung kann nicht geliefert werden. Allein wie Fischel sich sehr vorsichtig und richtig ausdrückt (l. c. pag. 558): »Wir können es vermuthen, mit Rücksicht auf die Befunde bei den niederen Wirbelthierklassen, insbesondere bei den Selachiern, auf die Entwicklung bei den Amphibien (Field) und auf die metamerische Anordnung der Muskulatur.« Der Autor hätte noch als nicht unwichtigen Grund die anatomische Zusammensetzung und topographischen Verhältnisse des Nervensystems hinzufügen können, denn dieselben weisen darauf hin, dass das Nervensystem einen Ausgangspunkt besessen haben muss, in dem die Spinalnerven in serialer Aufeinanderfolgerung sich in die Anlage ausstreckten, jeder durch sein Myotom gleichsam darin hineingezogen.

Die Metamerie der Extremitätenmuskulatur darf desshalb wohl nicht als eine neu entstandene Erscheinung angesehen werden, sie ist eine direkte Folge der Metamerie der Grundmasse, woraus sie Ursprung nahm.

Wir werden jetzt ihre Hauptcharaktere angeben, und danach zeigen, wie konservativ im Grunde die Anordnung des metameren Materials sich erhalten hat.

Bei der Besprechung des Dermatomensystems nahm die Form jedes Dermatoms eben so sehr unsere Aufmerksamkeit in Anspruch als sein Lagerungsverhältnis zu den übrigen Dermatomen. Bei den Myotomen ist solches nicht der Fall. Die Form derselben kann uns wenig interessiren, die Lagerungsverhältnisse aber desto mehr. Wir müssen dabei die gemeinschaftlichen Differenzirungserscheinungen trennen von den für jedes Myotom speciellen.

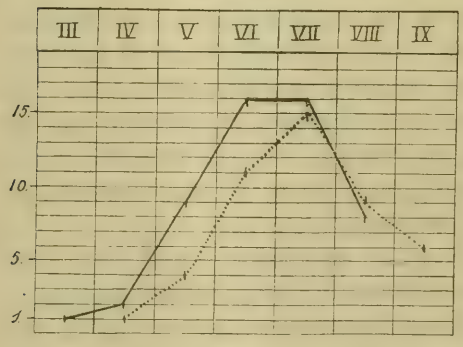
Wenn wir den M. trapezius außer Acht lassen, dann sehen wir, dass am Aufbau der Extremitätenmuskulatur das dritte bis neunte Myotom betheiligt sind, also haben sieben Segmente an der Extremitätendifferenzirung Theil genommen. Dieses stimmt überein mit dem Befund beim Dermatomensystem, da das vierte bis zehnte Dermatom mit der Extremität in Beziehung getreten sind. Aber erst das fünfte Myotom geht nach Abzug seines Antheils an der Bildung der Scalenusgruppe ganz in die Extremitätenmuskulatur über und theilt diese Eigenschaft mit dem sechsten, siebenten und achten, während das neunte nur partiell daran betheiligt ist.

Vergleicht man weiter die Segmente, woraus sich die beiden

Hauptgruppen der Muskulatur — die dorsale und die ventrale — differenzirt haben, dann zeigt es sich, dass das Bildungsniveau der dorsalen Gruppe mit dem M. levator scapulae im dritten Segment anfängt, um sich bis in das achte auszudehnen, während jenes der ventralen Gruppe sich vom vierten bis neunten Segment ausdehnt, woraus folgt, dass das ganze Niveau, aus welchem die dorsale Muskulatur Ursprung nahm, etwas mehr rostral gelagert ist als das Bildungsniveau der ventralen Muskulatur.

Früher haben wir darauf hingewiesen, dass die Anzahl der Muskelindividuen, welche sich von den verschiedenen Myotomen herleiten ließ, eine wechselnde, dass aber zugleich etwas Regelmäßiges in diesem Wechsel zu verzeichnen war. Diese Regelmäßigkeit ist dieselbe für die Muskelindividuen der dorsalen — und jene der ventralen Gruppe. Sie kommt in der graphischen Kurve von Fig. 21 zum Ausdruck. Die ganze Anzahl der Muskelindividuen, die sich aus der dorsalen Bildundsmasse differenzirt, beträgt 25 (vgl. Tab. II B pag. 129). Das dritte Myotom giebt dazu Formungsmaterial an einen Muskel ab, das vierte an zwei, das fünfte an neun, das sechste an sechzehn, das siebente an sechzehn, das achte an acht. Die Zahl der in der Tab. II A pag. 129 erwähnten Muskeln, welche aus der ventralen Muskelmasse entstehen, beläuft sich — mit Eliminirung der Interossei etc. — auf 20. Das vierte Myotom gab Material ab für einen Muskel, das fünfte für vier, das sechste für elf, das siebente für fünfzehn, das achte für neun, das neunte für sechs. Fig. 21 giebt graphisch ein deutliches Bild der Intensität der Differenzirung von jedem der betheiligten Myotome und zeigt überdies die mehr rostrale Lagerung des dorsalen Bildungsniveau.

Fig. 21.

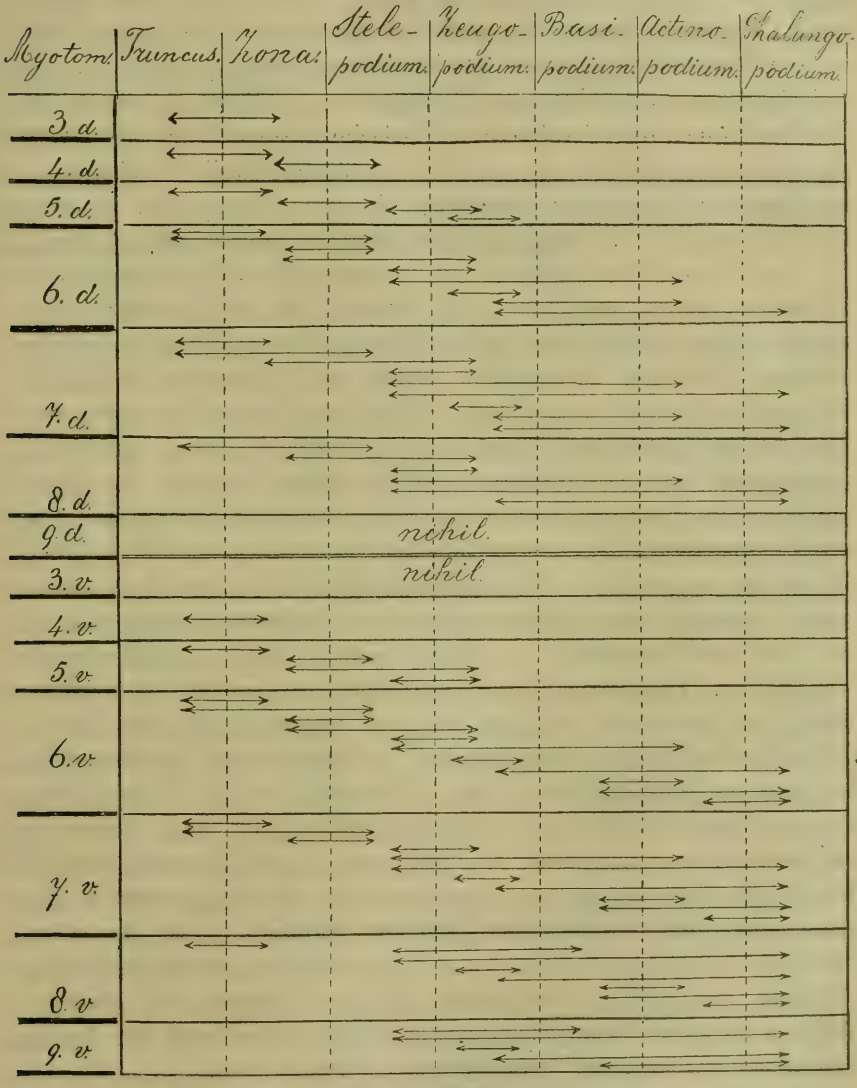


Graphische Darstellung der Differenzirungsintensität der Extremitätenmyotome. Die Zahl der aus jedem Myotom hervorgegangenen dorsalen Muskeln sind durch die durchgezogene Linie angegeben, jene der ventralen durch die punktirte.

Die meist intensive Differenzirung der dorsalen Muskulatur findet im sechsten und siebenten Segment statt. Wenn man in der Kurve der ventralen Muskulatur (die unterbrochene Linie) die kurzen Fingerbeuger, welche sich aus dem siebenten und vornehmlich aus dem

achten Myotom differenziren, hinzu addirt, dann kommt der Höhepunkt der Linie, welche die Differenzirungsintensität der ventralen Muskelmasse vorstellt, in das siebente und achte Segment zu

Fig. 22.



Erklärung im Text.

liegen. Während also für die dorsale Masse das sechste und siebente Segment zu der größten Zahl der Muskeln in Beziehung steht, weisen für die ventrale Masse das siebente und achte diese Eigenschaft auf.

Auch in dieser Beziehung kommt also der mehr rostrale Charakter der dorsalen Muskulatur zum Ausdruck.

Verfolgt man die Beziehung, worin die Segmente zu den verschiedenen Gliedern der Extremität getreten sind, so kommt eben so etwas Regelmäßiges dabei zu Tage. Fig. 22 wird uns hierfür zum Leitfaden dienen. Ich habe darin durch Linien angegeben, welche Muskelverbindungen durch die Derivate je eines Myotoms zwischen den verschiedenen Gliedern der Extremität dargestellt werden. Auch die Verbindungen zwischen Rumpf und Extremität sind mit berücksichtigt. In der oberen Hälfte sind die Verbindungen der dorsalen Muskulatur angegeben, in der unteren jene der ventralen Muskelmasse. Betrachten wir erst die dorsale Muskulatur.

Aus dem dritten Myotom geht nur eine Verbindung hervor zwischen Truncus und Zona, das Myotom hat nur Beziehung zum Gürtel erlangt. Aus dem vierten Myotom kommt eine Verbindung zwischen Zona und Stelepodium hinzu; das Myotom hat schon Beziehung mit einem mehr distalen Glied der Extremität bekommen. Das fünfte Myotom weist neben den erwähnten schon eine stelezeugopodiale und eine interzeugopodiale Verbindung auf; das fünfte Myotom dehnt sich also weiter auf die Extremität aus und erreicht das Zeugopodium. Das sechste Myotom weist alle von den früheren Myotomen dargestellten Verbindungen auf und daneben eine Anzahl neuer, nämlich eine trunco-stelepodiale, eine zono-zeugopodiale, eine stele-actinopodiale, eine zeugo-actino- und -phalangopodiale Verbindung. Das sechste Myotom erreicht also erst das meist distale Glied der Extremität, es hat sich im Vergleich mit den vorhergehenden über das Basipodium und Actinopodium bis zu dem Phalangopodium fortgeschoben. Das Überstreichen der Extremitätensprosse durch den metameren Muskelstreifen geht vom dritten bis sechsten Myotom progressiv vor sich: ein caudal folgender Streifen kommt dem Gipfelsaum der Sprosse näher als sein rostral vorangehender. Neue Verbindungen kommen dadurch in dem neu überstrichenen Bezirk zu Stande, neue werden in den mehr proximalen Bezirken hinzugefügt. Das sechste Myotom zeichnet sich überdies dadurch von den vorhergehenden aus, dass es das erste ist, dessen Derivate über zwei und mehr Gelenke hinwegziehen.

Bei dem siebenten Myotom kommen keine neuen Verbindungsweisen zu Stande, dagegen geht in den proximalen eine verloren, nämlich die zono-stelepodiale. Die Differenzirung des siebenten Myotoms hat in dieser Beziehung also einen regressiven Charakter

im Vergleich mit dem sechsten. Typisch ist, dass diese Regressivität sich im proximalen Bezirk äußert.

Derselbe Unterschied tritt beim Vergleich der aus dem achten Myotom hervorgegangenen Verbindungen mit jenen aus dem siebenten zu Tage. Die Zahl der Verbindungen hat sich vermindert, es sind die trunco-zonale, die interzeugopodiale, die zeugo-actinopodiale und zeugo-phalangopodiale Verbindung verloren gegangen. Neben dem Verlust an einer proximalen Verbindung gesellen sich solche zwischen mehr distalen Gliedern hinzu.

Das erste theilnehmende Myotom erreicht also nur die Zona, das zweite das Stelepodium, das dritte das Zeugopodium, das vierte und folgende das Actino- und Phalangopodium.

Wenden wir uns zur ventralen Muskelmasse.

Das dritte Myotom betheiligt sich an dieser Masse nicht.

Das vierte bildet nur eine trunco-zonale Verbindung, der Muskelstreifen erreicht nur die Zona.

Das fünfte fügt an diese schon drei neue Verbindungen hinzu eine zono-stelepodiale, zono-zeugopodiale und stele-zeugopodiale Verbindung, es erreicht also an der Ventralseite das zweite betheiligte Myotom das Zeugopodium, während diese Beziehung an der Dorsalseite erst für das dritte theilnehmende Myotom zu verzeichnen war. Überdies bildet sich aus dem fünften schon eine über zwei Gelenke hinwegverlaufende Verbindung. In der Dorsalmasse war das erst mit dem sechsten der Fall.

Das sechste Myotom lässt mehrere neue Verbindungen entstehen, eine trunco-stelepodiale, stele-actinopodiale, interzeugopodiale, zeugo-phalangopodiale, basi-actinopodiale, basi-phalangopodiale. Auch in der ventralen Masse beobachten wir also eine progressive Beziehung in den Verbindungen, welche aus dem vierten, fünften und sechsten Myotom hervorgehen. Das vierte erreicht die Zona, das fünfte das Zeugopodium, das sechste das Phalangopodium. In den letzteren Beziehungen verhalten sich die ventralen und dorsalen Muskelstreifen des sechsten Myotoms gleichartig.

Das siebente Myotom weist wieder zwei neue Verbindungen auf, nämlich eine stele-phalangopodiale und eine actino-phalangopodiale, also Verbindungen, welche zu dem meist distalen Glied der Extremität in Beziehung stehen. In diesen Beziehungen ist also das siebente Myotom progressiv dem sechsten gegenüber. In anderer Hinsicht zeigt es aber eine Regressivität, nämlich darin, dass die zono-zeugopodiale Verbindung verloren geht. Auch in der Ventral-

masse tritt also die Regressivität zum ersten Male durch Verlust einer proximalen Verbindung in die Erscheinung.

Diese Eigenthümlichkeit tritt noch schärfer zu Tage, wenn man die Verbindungen des achten mit jenen des siebenten vergleicht. Als neue Verbindung kommt hier nur eine hinzu, nämlich eine stelebasipodiale, dagegen verliert das achte Myotom die trunco-stelepodiale, zono-stelepodiale, stele-zeugopodiale, stele-actinopodiale Verbindung, also vorwiegend solche, welche im proximalen Abschnitt der Extremität gelagert sind. Der Ventralstreifen des achten Myotoms findet sich also vorwiegend in Verbindung mit den distalen Gliedern der Extremität.

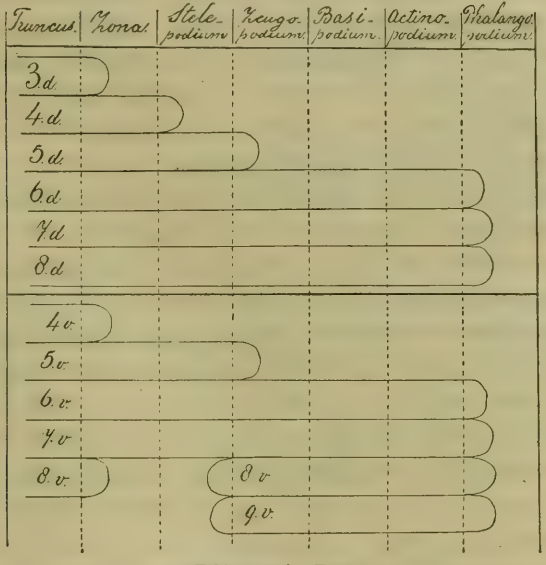
Dieser Charakter ist am schärfsten beim neunten Myotom ausgeprägt. Dem achten gegenüber weist dasselbe keine neuen Verbindungen auf, dagegen verliert es die einzige im achten Myotom noch bestehende proximale Verbindung, nämlich die trunco-zonale und außerdem die basi-actinopodiale und die actino-phalangopodiale Verbindung. Die Extremitätenderivate des neunten Myotoms stehen desshalb nur zu dem distalen Abschnitt der Extremität in Beziehung.

Fassen wir die vorstehenden Ergebnisse vergleichend zusammen, so sehen wir, dass in dem allmählichen Zustandekommen und Verlorengehen der Skeletverbindungen mittels der Derivate der verschiedenen Myotome die dorsale und ventrale Muskelmasse nebst Specifischem auch Übereinstimmendes zeigen. Allmählich erlangen die Streifen Beziehungen zu mehr distalen Skeletabschnitten, beiderseits erreicht erst das sechste Myotom Beziehung zu den Fingern, und während die distalen bestehen bleiben, ja sogar noch neue Verbindungsarten hinzugefügt werden, fangen, beginnend mit dem siebenten Myotom, proximale Verbindungen zu verschwinden an. Fasst man also die ganze Extremität mit ihrem Gürtel ins Auge, dann kann man sagen, dass die Muskulatur der freien Extremität im Allgemeinen metamer einen mehr caudalen Charakter besitzt als jene des Gürtels, während — wiewohl weniger ausgeprägt — der distalen Muskelmasse der freien Extremität metamer ein mehr caudaler Charakter zukommt als der proximalen. Schärfer als bei der dorsalen Masse kommt vornehmlich die letzterwähnte Eigenschaft bei der ventralen Masse zu Tage.

Diese Verhältnisse treten in der Fig. 23 besser hervor als in Fig. 22. In jener Figur habe ich, abgesehen von den einzelnen Verbindungsarten, angedeutet, über welche Abschnitte der Extremität

die dorsalen und ventralen Muskelstreifen der Myotome sich ausstrecken. Man sieht, wie das achte Myotom und in ausgesprochener Weise das neunte Myotom in seinen Ventralstreifen ein Hiat bilden, welches am Oberarme sich befindet. In dieser Abhandlung werde

Fig. 23.



Erklärung im Text.

ich noch einmal darauf zurückkommen, und in einer späteren zeigen, wie dieses Hiat in den beiden Myotomstreifen das wichtigste Causalmoment für die topographische Anatomie des Nervensystems am Oberarme darstellt.

Die Metamerie der Scalenusgruppe.

Ihrer metameren Anlage nach kommt dieser Gruppe eine besondere Stellung zu. Dieselbe bildet sich aus demjenigen Theil der Extremitätenmyotome, welcher nicht in die Gliedmaßenmuskulatur übertritt. Wie schon gesagt, findet sich etwas Homologes bei der unteren Extremität nicht. Wie später gezeigt werden wird, kommt in dieser Beziehung der oberen Extremität ein mehr primitives Verhalten zu als der unteren, strictiore sensu geht doch die Muskulatur der oberen Extremität nur aus einem Theil der Myotome hervor, eine Erscheinung, welche bei den niederen Formen in so viel stärker ausgesprochener Weise zum Ausdruck kommt. Den Grund für diesen

Unterschied zwischen den beiden Gliedmaßen darf man wohl in der ausgiebigeren Entwicklung des Gürtels suchen, welcher bei der unteren Extremität das axiale Skelet erreicht und sich mit demselben verbindet, also in der ganzen Cirkumferenz des Segmentes angelegt ist, während er bei der oberen Extremität das axiale Skelet nicht erreicht, bei seiner Anlage in dem Segment mit einem freien oberen Rand sich abgrenzt. Die dorsal von der mesenchymatösen Gürtelanlage sich findende Muskelmasse wurde nicht für die Gliedmaße verwerthet, behielt ihren primitiven Charakter bei, differenzirte sich wie die Rumpfmyotome, und lässt bei niederen Formen selbst noch Rippen in sich zur Entwicklung kommen.

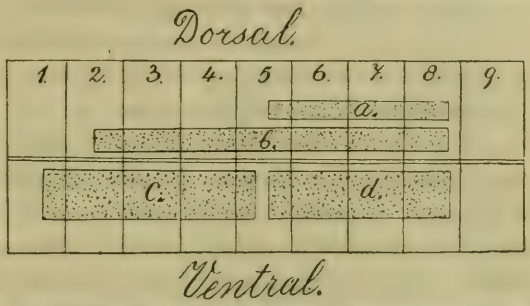
Mit dem Verlust der Rippen sind diese morphologischen Zeugen der ursprünglichen Metamerie verloren gegangen, wir schließen auf dieselbe auf Grund der Innervation. Als Hauptergebnis darf vielleicht vorangestellt werden, dass alle Spinalnerven, welche die Extremitätenmuskulatur innerviren, eben so die Scalenusgruppe innerviren. Aber damit sind noch nicht sämmtliche Myotome bezeichnet, aus denen diese Gruppe sich differenzirte. Denn wie aus der Tabelle Morph. Jahrbuch Bd. XXV pag. 495 hervorgeht, sind es eben so die oberen Cervicalnerven, welche Äste zu dieser Gruppe schicken. Als Ganzes ist dieselbe desshalb ein Produkt vom zweiten bis zum achten Myotom.

Um diese Gruppe in ihrer metameren Zusammensetzung richtig zu deuten, müssen wir erst folgende Frage zu beantworten suchen: Giebt es eine genetische Verwandtschaft zwischen der Scalenusgruppe und der subvertebralen Muskelgruppe? Die Betrachtung der metameren Anlage in Zusammenhang mit den topographischen Verhältnissen zu den Nerven leitet dazu, diese Frage in bejahendem Sinne zu beantworten.

In topographischer Beziehung kommt dem Scalenus medius und posticus eine dorsale Lagerung hinsichtlich der Spinalnerven zu, dem Scalenus anticus und der subvertebralen Muskelgruppe eine ventrale. Die dorsale und ventrale Masse streckt sich der ganzen Länge des Halses entlang aus. Die dorsal gelagerte Masse, aus dem Scalenus medius und posticus zusammengesetzt, bildet sich aus dem zweiten bis achten Myotom, die ventrale Masse — aus dem Scalenus anticus und den drei Subvertebralmuskeln gebildet — aus dem ersten bis achten Myotom. — Auffallend ist es nun, dass der metamer rostrale Komponent der Ventralmasse — der Subvertebralis — sich aus dem ersten bis fünften Myotom differenzirt, während der

Scalenus anticus als metamer caudaler Komponent sich unmittelbar hieran anschließt und sich aus dem fünften bis achten Myotom bildet (vgl. Fig. 24). Die Lagerung hinsichtlich der Nerven, die metamere Anlage rechtfertigt die Behauptung, dass der Scalenus anticus sich aus einer Muskelmasse gebildet hat, welche sich caudal unmittelbar an jene des Subvertebralis anschloss, mit anderen Worten, dass der Subvertebralis und der Scalenus anticus sich aus einer gemeinschaftlichen Anlagemasse differenzirt haben, die obere Hälfte derselben kam ventral zu der Wirbelsäule zu liegen und wuchs in caudaler Richtung aus. Die untere Hälfte bekam eine mehr seitliche Lagerung und trat zu der oberen Rippe in Beziehung.

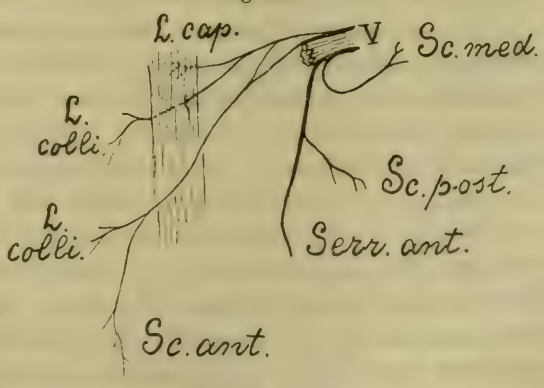
Fig. 24.



Die Lagerungsbeziehungen der Bildungsniveaux der Scalenus- und Subvertebralgruppe zu der Intersegmentalgrenze. *a* Scalenus posticus, *b* Scalenus medius, *c* Subvertebralis, *d* Scalenus anticus.

Die Spaltungsgrenze zwischen den beiden Hälften lag im fünften Segment, und wir haben in der Weise, wie die Äste des fünften Spinalnerven zu den beiden Gruppen ziehen, einen weiteren Beweis dafür, dass einmal die caudale Portion des Subvertebralis und die rostrale Portion des Scalenus anticus zusammengehangen, wenigstens einander unmittelbar benachbart gewesen sein müssen. Fig. 25 giebt die Weise wieder, auf welche die Äste aus dem centralen Theil des fünften Spinalnerven abgegeben wurden. — Diese Figur zeigt, wie der meist caudale Nerv, welcher zu der Subvertebralisgruppe gelangt, an den

Fig. 25.



Erklärung im Text.

ersten Ast angeschlossen war, welcher zu der rostralen Masse des Scalenus anticus zog. Der Ast für den Scalenus medius verlief als selbständiger Nerv, jener für den Scalenus posticus war dem Nervus thoracicus longus angeschlossen.

Auf Grund der beschriebenen Thatsachen glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die Subvertebralisgruppe und der Scalenus anticus aus einer einheitlichen metameren Muskelmasse entstanden sind, wovon die obere und die untere Hälfte durch die verschiedenen Beziehungen, wozu sie zum Skelet gelangten, sich in verschiedener Weise differenzirten.

Bei den verschiedenen Autoren wird die Scalenusgruppe aus einer verschieden großen Anzahl Theilen zusammengesetzt beschrieben. Winslow unterscheidet zwei, Sabatier drei, Albinus fünf, Haller selbst sieben Scaleni. Die neueren deutschen Handbücher zählen drei, Sappey giebt nur zwei an, da er den Scalenus medius und posticus der deutschen Autoren als einen Muskel deutet. Die Metamerie der Gruppe rechtfertigt eine Unterscheidung von drei Musculi scaleni, einen anticus, medius und posticus, da erstgenannter sich ventral aus den unteren vier Halsmyotomen bildet, der medius dorsal aus dem zweiten bis achten Myotom, der posticus eben so dorsal nur aus den unteren vier Myotomen.

In der ersten Abhandlung (Morph. Jahrb. Bd. XXV) habe ich pag. 531 in Verband mit dem N. phrenicus schon einige Worte der Scalenusgruppe gewidmet. Ich übernahm dabei die Auffassung, welche Gegenbaur (15. I pag. 384) über die Scaleni vertritt, dass nämlich der Scalenus anticus, sowie der medius dem System der Intercostalmuskeln angehören, der posticus den Levatores costarum entspricht. Ich breitete diese Deutung derart aus, dass ich den Scalenus anticus dem Intercostalis internus homolog stellte, den medius dem externus. — In seiner jüngst erschienenen, von jedem sich mit der vergleichenden Anatomie der Primaten beschäftigenden Forscher wohl mit Freude begrüßten Arbeit über Muskeln und periphere Nerven der Primaten (23) widmet auch Kohlbrügge dieser Muskelgruppe einige Seiten. Der Autor verwirft die Auffassung Gegenbaur's, da es unmöglich ist, dessen Eintheilung bei vergleichend anatomischen Untersuchungen zu verwenden. Die Hauptbeschwerde des Autors scheint mir darin zu liegen, dass z. B. bei den Carnivoren die ganze Scalenusgruppe vertebralwärts (d. h. dorsal) vom Plexus gelagert ist, ein Scalenus anticus im Sinne der menschlichen Anatomie also überhaupt nicht besteht. Letzteres soll nach

Meckel eben so der Fall sein bei Marsupialiern, Edentaten, Rodentien und vielleicht Prosimiae. Vielleicht wohl auf Grund dieser Erscheinung — den speciellen Grund führt der Autor nicht an — kommt Kohlbrügge zum Schluss, dass alle Scaleni den Levatores costarum entsprechen sollten und aus einer einheitlichen Muskelmasse hervorgegangen sind, welche sich unter dem Einfluss der Nerven und der Arterien in vordere und hintere Theile trennte; keiner dieser Theile ist den Intercostalmuskeln homolog.

Ich kann mich mit dieser Betrachtungsweise nicht vereinen. Der Autor stützt sich für dieselbe auch auf jene Zustände, worin die ganze Gruppe vertebralwärts, d. h. dorsal, d. h. peripher von den Spinalnerven gelagert ist. Erstens konnte ich dagegen anführen: wie verhält sich bei diesen Formen der M. subvertebralis bezüglich seiner metameren Zusammensetzung? Angesichts des oben erwähnten wahrscheinlichen genetischen Verbandes zwischen Scalenus anticus und Subvertebralis ist die Frage berechtigt, ob bei jenen Formen, bei denen ein ventral von den Plexus gelagerter M. scalenus anticus fehlt, dieser noch der dorsal von dem Plexus befindlichen Portion angeschlossen ist, oder ob diese Muskelmasse in jenen Fällen für weiteren metameren Aufbau des Subvertebralis verwerthet ist? Besonders bei einer vergleichend anatomischen Untersuchung der Scaleni ist ein Erforschen der metameren Herkunft nicht nur der Komponenten dieser Gruppe, sondern gleichzeitig des Subvertebralis eine Forderung. Abgesehen aber von diesem Punkte ist es meines Erachtens nicht gestattet, die ganze Scalenusgruppe beim Menschen als den Levatores critarum homolog zu betrachten, weil bei anderen Formen die ganze Gruppe dorsal, d. h. peripher von den Nerven sich finden kann. Denn in diesem Falle findet sich die Scalenusgruppe nur in demselben Zustande, wie die Musc. intercostales primi. Wer bei einigen Individuen die Lagerung des ersten Intercostalnerven betrachtet, bemerkt bald, dass dieser Nerv und zum Theil eben so der zweite — in seinem Verlaufe in so weit von den folgenden Intercostalnerven abweicht, dass er nicht zwischen den beiden Intercostalmuskeln verläuft, sondern der Innenfläche des Internus, resp. der Innenfläche der ersten Rippe entlang. Nur das Endstück des Nerven taucht zwischen den Muskeln hinein. Auch die beiden Musc. intercostales primi liegen desshalb peripher vom Spinalnerven. Und welcher Unterschied besteht dann zwischen dem M. intercostalis primus mit seinen beiden Komponenten und den Scalenus bei jenen Formen, worin er ganz dorsal, d. h. peripher von den Spinalnerven

gelagert ist, und welcher, wie KOHLBRÜGGE selbst sagt, oft in drei und mehr scharf gesonderte Portionen getrennt ist. Warum sollen eine oder zwei dieser Portionen nicht dem Scalenus anterior der menschlichen Anatomie entsprechen, also homolog dem Intercostalis internus sein, der, wie aus der Topographie des Spatium intercostale primum hervorgeht, nicht nothwendig ventral von den Nerven gelagert zu sein braucht?

Im Laufe seiner Diskussion sagt der Autor weiter, dass die Innervation zur Eintheilung kaum zu verwerthen ist, denn wer hat auch nur beim Menschen einen Unterschied in der Innervation des Scalenus medius und posterior nachgewiesen. Auf diese Frage giebt das oben Erwähnte über die spinale Innervation eine Antwort. Der Scalenus medius ist vom zweiten bis achten Spinalnerven innervirt, der Scalenus posticus nur vom fünften bis achten.

Wie ist übrigens der Verlauf des M. phrenicus über die Vorderfläche des Scalenus anticus zu erklären, wenn dieser Muskel den Levatores costarum homolog war? (Siehe meine erste Abhandlung l. c.) Nach alledem persistire ich bei meiner Ansicht, dass der Scalenus anticus beim Menschen dem Intercostalis internus zu homologisiren ist, der Medius dem Externus homolog zu stellen ist. Die durch die durchtretenden Nerven gebildete Spalte ist nicht eine neu entstandene, welche in einer den Levatores costarum homologe Muskelmasse durch das Durchtreten der Nerven geformt ist, sondern eine Spalte identisch mit jener zwischen Intercostalis internus und externus. Der dem axialen Skelet unmittelbar anliegende Theil der Myotome ist nicht für die Extremitätenmuskulatur verwendet und hat sich differenzirt, wie das Myotom sich einst in ausgiebiger Weise differenzirt haben muss, in einen internen und externen Muskel. Zwischen beiden sind die Spinalnerven gelagert.

Die Metamerie der trunco-zonalen, trunco-stelepodialen und der zono-stelepodialen Muskulatur.

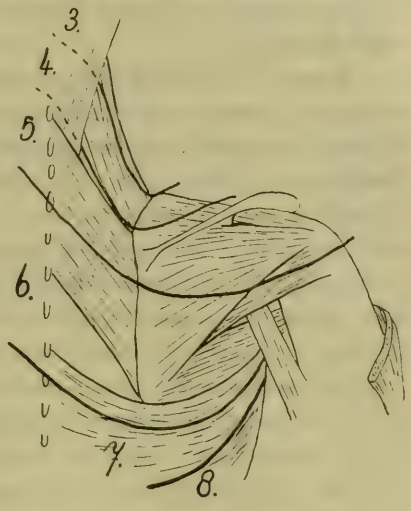
Diese Gruppen theilen sich je in eine dorsale und eine ventrale, je nachdem sie von ventralen oder dorsalen Plexusderivaten innervirt sind. Die ventrale Gruppe, welche aus den beiden Pectoralmuskeln und dem M. subclavius besteht, bietet in metamerer Hinsicht wenig, was nicht schon vorher gesagt, oder was ich später, an besser geeigneter Stelle aus einander zu setzen habe.

Der dorsalen Gruppe sind folgende Muskelindividuen angehörig:

Levator scapulae, Rhomboides, Latissimus dorsi, Supraspinatus, Infraspinatus, Teres major und minor, Subscapularis, Deltoides und Serratus anticus. Der Trapezius bleibt hier außer Betracht. Ich verweise für diesen Muskel auf meine erste Abhandlung.

In segmentaler Hinsicht stellen die genannten dorsalen Muskeln einen kontinuirlichen metameren Komplex dar — und wie Fig. 26 schon zur Genüge zeigt, findet sich das Material, aus mehr rostralen Myotomen herkömmlich, in mehr rostral am Rumpfe oder Halse gelagerten Muskeln wieder.

Fig. 26.



Erklärung im Text.

Das dritte Myotom nimmt an der Bildung der Extremitätenmuskulatur überhaupt wenig theil, es findet sich nur in dem M. levator scapulae wieder, und wie schon früher beschrieben, innervirte der dritte Spinalnerv jene Portion dieses Muskels, welche vom Atlas ihren Ursprung nahm, ganz, jene vom Epistropheus theilweise. Vergleichen wir die Lagerung, welche das Bildungsmaterial des M. levator scapulae ursprünglich hinsichtlich der metameren Komponenten der Wirbelsäule besaß, mit den Wirbeln, wovon das Material schließlich seinen Ursprung nimmt, dann sehen wir, dass eine Wanderung dieses Materials der Wirbelsäule entlang stattgefunden haben muss. Denn der Muskel bildet sich aus dem dritten und vierten Myotom, und entspringt beim erwachsenen Individuum vom ersten bis dritten, wie bei meinem Präparat, oder vierten Wirbel. Die Bildungsmasse war also ursprünglich zur Höhe der dritten und vierten Wirbelanlage gelagert, hat sich aber während der Entwicklung in rostraler Richtung ausgedehnt. Diese Erscheinung hat etwas Besonderes an sich, weil sie beim Menschen wenigstens in der Weise, wie sie sich äußert, für diese Region ein Unicum darstellt. Denn obgleich eine Wanderung von Muskelmaterial dem Rumpfskelette entlang eine weit verbreitete Erscheinung ist, so haben doch alle anderen trunco-zonalen und trunco-stelepodialen Muskeln, welche hier in Betracht kommen, nach ihrer Anlage sich in caudaler Rich-

tung ausgedehnt, resp. in dieser Richtung ganz verschoben. Der Rhomboides (wenigstens beim Menschen, bei vielen Affen verhält er sich wie der Levator scapulae), der Latissimus dorsi, der Pectoralis minor, der Serratus anticus sind eben so viele Beispiele von Muskeln, welche sich nach ihrer Anlage caudalwärts verschoben haben, eine Erscheinung, welche wohl mit der caudalen Verschiebung des ganzen Gürtels in Konnex steht. Nur der Levator scapulae bildet eine Ausnahme.

Müssen wir also in dem Ursprung des Materials des dritten und vierten Myotoms vom ersten und zweiten Halswirbel eine sekundär zu Stande gekommene Erscheinung erblicken, als primitiv darf die Erscheinung gelten, dass das Material der meist cranial liegenden mitbetheiligten Myotome an dem oberen Rande der Scapula zur Insertion gelangt. Das Material des meist rostral gelagerten, sich an der Bildung der Extremitätenmuskulatur betheiligenden Myotoms kommt nur an dem rostralen Rande der Scapula zur Anheftung, das vierte Myotom breitet sich schon über die Fläche der Scapula aus.

Nicht nur durch den Levator scapulae, sondern auch durch den hinteren Bauch des Omo-hyoideus kommt das dritte Myotom am oberen Rande der Scapula zur Insertion.

Die in der Fig. 26 gezogenen Linien machen gar keinen Anspruch darauf, dass sie die genauen Grenzen zwischen den von den verschiedenen Myotomen herkömmlichen Elementen wiedergeben sollen. Eine annähernde Schätzung der Lagerung des metameren Materials in polymere Muskeln ist uns nur bei den breiten Muskeln möglich, welche mehrere Nervenzweige für gesonderte Portionen bekommen, wie z. B. der Serratus anticus und der Pectoralis major. Erlangt der Muskel aber nur einen einzigen Nerv, dann ist eine weitere Analysirung anatomisch nicht mehr möglich.

Die in der Fig. 26 eingetragenen Linien stellen nur Hilfslinien vor, um zu zeigen, dass es einen Konservatismus in der metameren Anordnung dieser Muskeln giebt, im Vergleich mit der Reihenfolge, worin sie vom Skelet ihren Ursprung nehmen. Der meist cranial entspringende trunco-zonale Muskel, der Levator scapulae, ist aus den meist cranialen Myotomen hervorgegangen; der eine Mittellage einnehmende Rhomboides ist aus den mittleren Myotomen entstanden, der meist caudal entspringende ist aus den meist caudalen Myotomen differenzirt. Dasselbe gilt für jene Muskeln, welche an der Außenfläche der Scapula gelagert sind; der meist kopfwärts gelegene, der Supraspinatus, entstand aus dem vierten und fünften Myotom, der

caudal darauffolgende, der Infraspinatus und eben so der Teres minor aus dem fünften und sechsten Myotom, der meist schwanzwärts sich findende, der Teres major, ging ausschließlich aus dem sechsten Myotom hervor. Für den M. subscapularis konnte es insbesondere nachgewiesen werden, dass von diesem polymeren Muskel der obere Theil aus dem meist cranialen verwandten Myotom abstammte (das fünfte), der mittlere Theil aus dem sechsten, der untere aus dem siebenten. Trotz der Muskeldifferenzirung und darauffolgender Muskelwanderung ist also die metamere Anordnung beibehalten.

Auch der M. deltoideus, obwohl anscheinend weniger in dieses System passend, zeigt noch Primitives und Konservatives darin, dass er als meist kopfwärts gelagerter Muskel — den Arm in der Horizontalebene transversal gehoben gedacht — aus den zwei oberen Myotomen, welche an der Bildung der freien Extremitätenmuskulatur betheiligt sind, — das fünfte und sechste — hervorgegangen ist.

Die ganze hier erwähnte dorsale Muskelgruppe bildet sich aus jenem Theil der Myotome, der am meisten vertebral gelagert nicht in die eigentliche Extremitätensprosse eintrat, sondern um die Scapularanlage sich gruppirend mehr im Rumpfgebiete verblieb. In rostro-caudaler Richtung spaltete diese polymere Masse sich, nachdem dieselbe mit der Skeletanlage in Verbindung getreten war, in mehrere Muskeln.

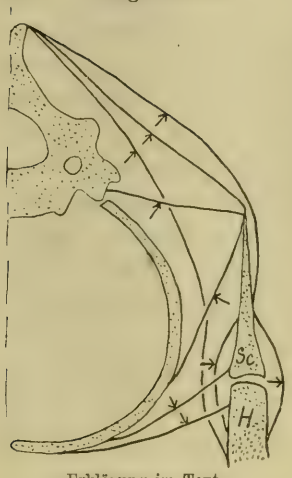
Von diesen gesonderten Muskeln ist die nähere Zusammengehörigkeit des M. levator scapulae und des M. serratus anticus wohl am wenigsten Zweifel unterworfen. Vergleichend-anatomische, metamerologische und topographische Beweise sind dafür anzuführen. Der Zustand bei niederen Affen wird als erster Beweis beizubringen sein. Aus eigenen Beobachtungen kann ich darüber mittheilen, dass bei Semnopithecus nasicus, Cercopithecus cynomolgus und sinicus und Inuus nemestrinus beide Muskeln in Zusammenhang sich finden, da der Levator scapulae bei diesen Formen von allen Halswirbeln Ursprung nimmt. Auch KOHLBRÜGGE tritt für die Zusammengehörigkeit beider Muskeln ein (l. c. pag. 54).

Trotz ihrer Spaltung und des Erwerbens einer größeren Selbständigkeit beim Menschen ist aber die metamere Kontinuität zwischen beiden Muskeln nicht unterbrochen worden, der Levator scapulae bildet sich aus dem dritten und vierten, der Serratus anticus aus dem fünften, sechsten und siebenten Myotom. Beide Muskeln sind also aus einem Muskellager hervorgegangen, das sich vom dritten bis siebenten Myotom ausstreckte. Der Levator scapulae, aus einer

rostralen Portion hervorgegangen, hat sich cranialwärts ausgedehnt, während nach seiner Anlage der M. serratus anticus eine Wanderung caudalwärts durchgemacht hat.

Eine weitere Betrachtung giebt uns Aufschluss über den Weg, welchen der Muskel dabei beschrieben hat und lehrt uns die Innervationsweise des Muskels würdigen.

Fig. 27.



Erklärung im Text.

Dazu wird uns das Schema in Fig. 27 leiten. In diesem Schema habe ich einen Halswirbel, eine Rippe, die Scapula und das proximale Ende des Humerus angedeutet. Weiter habe ich zwischen diesen Skeletumrissen die trunco-zonalen, trunco-stelepodialen und zono-stelepodialen Muskeln durch Linien angegeben: vom Processus spinosus entspringend den Trapezius zur Außenfläche der Scapula, den Rhomboides zum hinteren Rande derselben, den Latissimus dorsi zum Stelepodium; zwischen Processus transversus und hinterem Rand der Scapula den Levator scapulae, von der Außenfläche der Rippe zum hinteren Scapularrande den Serratus anticus, vom vorderen Theil der Rippe zum Schultergürtel und Stelepodium den Pectoralis minor resp. den Pectoralis major, von der Innenfläche der Scapula zum Stelepodium den Subscapularis, von der Außenfläche der Scapula zum Stelepodium durch eine einzige Linie die Mm. deltoides, supraspinatus, infraspinatus und die beiden teretes.

Ich habe bei jedem Muskel durch Pfeilchen angedeutet, in welche Fläche des Muskels der innervirende Nerv eintritt.

Und was zeigt sich nun? Alle Muskeln, ungeachtet ihrer Ursprungs- und Insertionspunkte, bekommen ihren Nerv an der Innenfläche, mit Ausnahme des Serratus anticus. Dieser ist von allen der einzige Muskel, in den der innervirende Nerv (der Thoracicus longus) von der Außenfläche her eintritt.

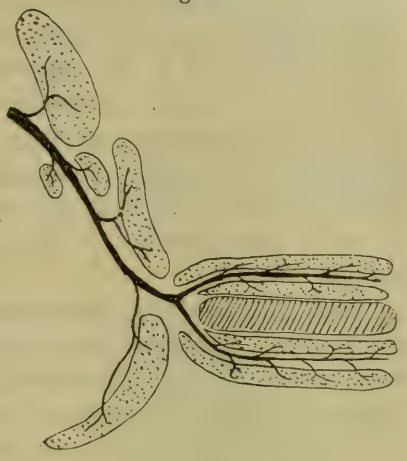
Lassen wir die Ausnahme, welche der M. serratus anticus bildet, einen Moment außer Acht und betrachten wir die merkwürdige Erscheinung in ihrer Allgemeinheit.

Dieselbe lässt nur eine Erklärung zu und wohl diese, dass die ganze metamere Muskelmasse, woraus sämmtliche genannten Muskeln Ursprung nahmen, embryonal peripher von den Spinalnerven gelagert

gewesen sein muss, dass diese Masse sich desshalb noch gerade so verhält, wie das Myotom zum motorischen Theil des Spinalnerven bei den niedersten Vertebraten.

Zum guten Verständnis dessen, was ich hier unter peripher verstehe, habe ich, vorausgreifend auf eine spätere Abhandlung, Fig. 28 eingeschaltet. Diese Figur bringt die Lagerung der Muskelmasse eines Extremitätenmyotoms zum innervirenden Spinalnerv zur Anschauung. Der Spinalnerv verläuft zwischen den Scaleni hindurch, sodann kommt er an die Innenfläche eines Myotomabschnittes zu liegen, woraus sich die dorsalen trunco-zonalen, trunco-stelepodialen und zono-stelepodialen Muskeln differenziren, weiter tritt er durch das Myotom hindurch in die freie Extremität, spaltet sich darin in einen Ramus ventralis und dorsalis; jeder dieser Äste spaltet die dorsale und ventrale Muskelmasse in ein oberflächliches und tiefes Muskelstratum, doch sendet es, bevor es in die freie Extremität hineintritt, einen Ast ventralwärts, welcher an der Innenfläche des ventralen Myotomabschnittes verläuft. Aus diesem letzten Abschnitt bilden sich die ventralen trunco-zonalen, trunco-stelepodialen und zono-stelepodialen Muskeln.

Fig. 28.



Erklärung im Text.

Bei einem derartigen topographischen Verhältnis zwischen Myotomabschnitt und innervirendem Spinalnerv ist es uns verständlich, warum bei all den obengenannten Muskeln der innervirende Nerv von der Innenfläche her eintritt.

Kehren wir jetzt zum M. serratus anticus zurück. Die Ausnahme, welche dieser Muskel von der erwähnten allgemeinen Regel bildet, ist nur eine scheinbare. Es hat nämlich dieser Muskel bei seiner Wanderung dem Rumpfskelette entlang seine ursprüngliche Innenfläche allmählich nach außen gekehrt. Um diesen Process am leichtesten zu verstehen, denke man sich einen Augenblick, dass die Rippen, wovon der Muskel entspringt, reducirt sind wie am Halse zu einem Processus costalis und dass der Muskel, von dem-

selben Ursprung nehmend, zum hinteren Scapularrande verläuft. Der Muskel ist alsdann gleich gelagert wie der Levator scapulae, d. h. er verläuft im Schema von dorsal innen nach ventral außen. Mit seiner Außenfläche würde er der Innenfläche des M. rhomboides anliegen. Denkt man sich nun diese Processus costarii ventralwärts auswachsend und die Anheftungspunkte des Muskels mit sich führend, dann wird die Sachlage eine gerade umgekehrte. Das Muskelblatt wird allmählich aus seiner dorso-ventralen Richtung in eine transversale übergeführt, d. h. die einst nach innen schauende Fläche kommt nach unten zu liegen. Bei weiterem Fortschreiten dieses Processes kommt die Rippeninsertion sogar ventral von der Scapularinsertion zu liegen, der Muskel ist aus einer dorso-ventralen Lage in eine ventro-dorsale übergeführt, die ursprüngliche Innenfläche nahm erst die Stelle einer Unterfläche ein, sodann fing sie an nach außen zu schauen.

Und damit ist die Ausnahme, welche der M. serratus anticus von der oben erwähnten allgemeinen Regel zeigte, beseitigt. Was wir am erwachsenen Individuum als Außenfläche des Muskels sehen, ist die embryonale Innenfläche der Bildungsmasse dieses Muskels.

Ich habe im Obenstehenden den Wanderungsprocess des Serratus anticus gleichsam in seine Komponenten zerlegt und an das ventrale Anwachsen der Rippenspangen festgeknüpft. Selbstverständlich geschah dies nur zur leichteren Erklärung, auf welche Weise die Innenfläche zur Außenfläche werden konnte. Thatsächlich kann man nur sagen, dass die Bildungsmasse des Muskels sich in caudaler Richtung ausdehnt und dass gleichzeitig die topographischen Beziehungen der Anheftungspunkte am Skelet eine gerade umgekehrte werden, die ursprünglich ventrale Insertionslinie (am Scapularrande) kommt schließlich dorsal von den ursprünglich dorsalen (am Rumpfskelet) zu liegen. Ob dieses zu Stande kommt durch die dorsale Verlagerung der ganzen Scapula (was mir am meisten plausibel erscheint) oder durch eine ventrale Verschiebung der Rippenursprünge, ist dabei einerlei. Das Resultat ist das gleiche: Innenfläche wird Außenfläche.

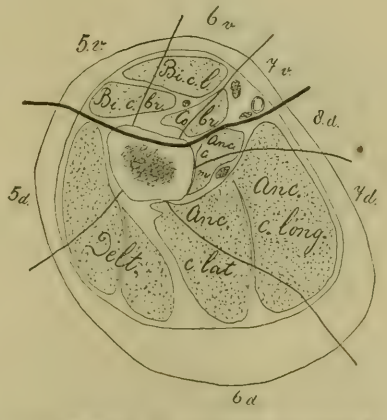
Man könnte vielleicht an eine derartige aktive ventralwärts gerichtete Insertionswanderung den Rippen entlang denken, angesichts einer Beobachtung von Kohlbrügge bei Hylobates leuciscus (22, pag. 228), bei dem ein kleines accessorisches Muskelbündel von dem spinalen Theil der zweiten Rippe entsprang und mit der rostralen Portion des Muskels sich vereinigte.

Lagerungsbeziehungen der Myotome in der freien Extremität.

Betrachten wir jetzt die topographische Lagerung des metameren Muskelmaterials in der freien Extremität näher. — In der Weise, wie dasselbe in früher erschienenen Abhandlungen von mir ausgeführt ist, habe ich unter Zugrundelegung der Schnittserien von Pansch durch Linien die Lagerung der Myotome in den Muskeln in den Fig. 29—37 angedeutet. Die fette Linie stellt die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur dar.

Fangen wir an mit dem fünften Myotom. Die Trennungslinie, welche sich zwischen der dorsalen und ventralen Muskelgruppe ziehen lässt, verläuft radialwärts vom Extremitätenskelette zwischen den Derivaten dieses Myotoms hindurch, oder mit anderen Worten: radialwärts vom Skelet stößt die ventrale und dorsale Portion dieses Myotoms unmittelbar an einander. Dies sehen wir in den Figg. 29, 31 und 32. Dass wir es an weiter distalwärts liegenden Querschnitten nicht beobachten, findet seinen Grund darin, dass das Myotom sich nicht in der ganzen Länge über die Extremität ausgebreitet hat, und dabei der dorsale Muskelstreifen sich weiter auf der Extremität vorschob als der ventrale.

Fig. 29.



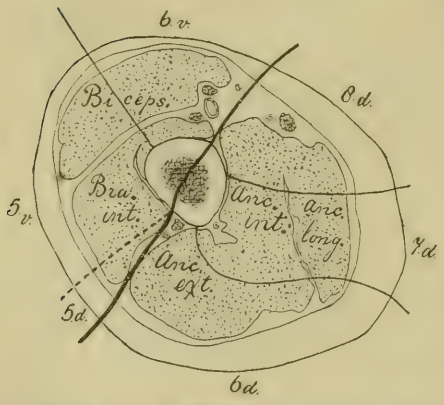
Querschnitt durch den proximalen Abschnitt des Oberarms (nach Pansch). Die fette Linie giebt die Grenze zwischen ventralen und dorsalen Muskeln ab. Die zarter gehaltenen Linien bedeuten die Grenze zwischen den Myomeren.

Wo letzteres der Fall ist wie in Fig. 35 und 36, welche Querschnitte unterhalb der Insertion des Pronator teres fallen, kommt also dorsales Material vom fünften Myotom in unmittelbare Berührung mit dem ventralen Muskelstreifen des sechsten.

Vergleicht man die drei auf einander folgenden Schnitte der Fig. 29, 30 und 31, dann hat es den Anschein, als ob der dorsale Muskelstreifen des fünften Myotoms in Fig. 29 im M. deltoides anwesend, in Fig. 30 verschwindet, um in Fig. 31 wieder in dem M. brachioradialis aufzutauchen. Es besteht also an der Stelle des Querschnittes in Fig. 30, welche zwischen die Insertion des M. deltoides und dem

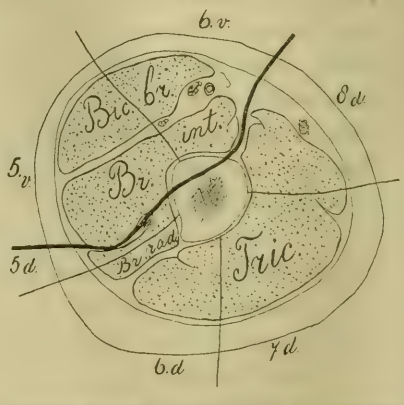
Ursprung des M. brachio-radialis fällt, eine kurze Unterbrechung in der Kontinuität des dorsalen Streifens des fünften Myotoms. Dieses Hiat ist aber nur ein scheinbares. Denn die Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur ist von mir zwischen dem Brachialis internus und dem Anconaeus gezogen, während dieselbe in der That durch den erstgenannten Muskel hindurch verlaufen muss. Die radiale Portion des Brachialis internus ist doch als dorsale Muskulatur zu betrachten, was, wie schon oben gezeigt ist, aus der Innervation durch den M. radialis hervorgeht. Denkt man sich in Fig. 30 die Grenzlinie den M. brachialis internus durchsetzend, so wie es die unterbrochene Linie angiebt, dann ist auch der dorsale Muskelstreifen des fünften Myotoms am Oberarm ununterbrochen.

Fig. 30.



Querschnitt durch die Mitte des Oberarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

Fg. 31



Querschnitt durch das untere Drittel des Oberarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

Am Oberarme ist das fünfte Myotom also in seiner ganzen Länge radiales Randmyotom. Es überdeckt den radialen Rand des primitiven axialen Blastems, woraus sich der Humerus differenzirte. Dass dieser Rand nicht identisch mit dem späteren radialen Rande des Humerus ist, habe ich schon in einer früheren Abhandlung gezeigt (3, pag. 406).

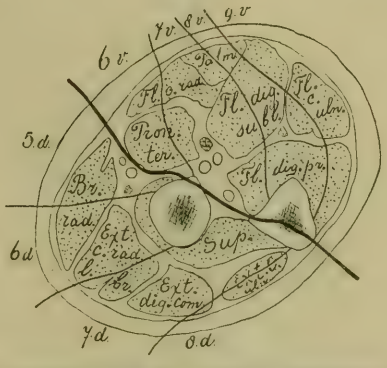
Am Vorderarme ist das fünfte Myotom nur zum Theil radiales Randmyotom, und wohl bis zur Insertion des M. brachialis internus und Biceps brachii. Weiter distalwärts übernimmt für die ventrale Muskelportion das sechste Myotom diese Funktion, während für die dorsale Muskelportion das fünfte Myotom diese topographische Beziehung bis zur Insertion des M. brachio-radialis beibehält.

Wie sehr am proximalen Abschnitte des Vorderarms die Umbildungsprocesse am Skelet die ursprünglichen Verhältnisse abgeändert haben, ergiebt sich, wenn man die Insertionsstellen des ventralen Theiles des fünften Myotoms (am M. biceps brachii und brachialis internus) im Zusammenhang mit dem Umstand betrachtet, dass dieses Myotom radiales Randmyotom ist. Die Insertionsstelle beider Muskeln muss also nach den Ansichten, welche ich in meinen früheren Abhandlungen vertreten habe und auch später in vorliegender Arbeit weiter auszuarbeiten gedenke, ursprünglich am embryonalen Radialrande des Vorderarmskelettes gelagert gewesen sein. Es sind die Entwicklungsprocesse im Bereiche des Cubitalgelenkes, wie später näher besprochen werden muss, für diese Verlagerung

Fig. 32.

Querschnitt durch das Cubitalgelenk. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

Fig. 33.



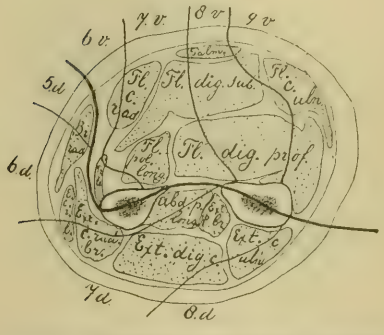
Querschnitt durch das proximale Drittel des Vorderarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

verantwortlich zu machen. Der Charakter vom Randmyotom, dessen typische Eigenthümlichkeit es also ist, dass die daraus hervorgegangenen ventralen und dorsalen Muskeln mit ihrem Ursprung oder ihrer Insertion unmittelbar an einander grenzen, verräth das fünfte Myotom noch in so weit am Vorderarme, dass die Insertion des daraus entstandenen dorsalen M. supinator brevis zum Theil an die Insertion des ventralen M. biceps brachii stößt.

Ulnarwärts von jenem des fünften findet sich das Material des sechsten Myotoms herkömmlich. Dasselbe gilt sowohl für den dorsalen als auch für den ventralen Streifen des Myotoms. In der ganzen Länge des Oberarms wird dasselbe von dem radialen Rande durch Material des fünften Myotoms abgetrennt. Es besteht hier also eine komplette Trennung zwischen dem ventralen und dem

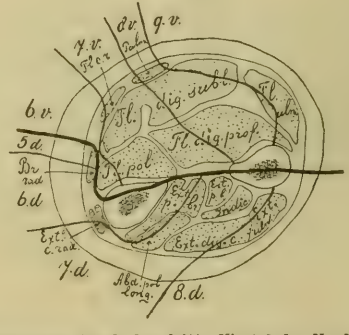
dorsalen Streifen des Myotoms. In dem differenzirten Zustand wird diese Trennung thatsächlich dadurch bewirkt, dass der ventrale Muskelstreifen zum Theil wenigstens durch das zwischengelagerte Skelet vom dorsalen gesondert ist. Radialwärts sind desshalb am Oberarmquerschnitte die Beziehungen des Myotoms noch ganz im primitiven Zustande verblieben, an der Ulnarseite aber haben Differenzirungsvorgänge das ursprüngliche Regelmaß verwischt. Im Querschnitt Fig. 29 findet sich ulnarwärts von den Ventralstreifen des sechsten Myotoms jener des siebenten, und in so weit sind die primitiven Lagerungsbeziehungen beibehalten. Im Querschnitt Fig. 30 und 31 aber ist kein ventrales Material vom siebenten Myotom durchschnitten, und da auch vom achten oder neunten solches fehlt, liegt hier unmittelbar der ventrale Muskelstreifen des sechsten Myo-

Fig. 34.



Querschnitt durch das zweite Viertel des Vorderarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

Fig. 35.

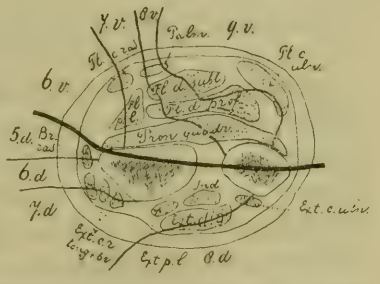


Querschnitt durch das dritte Viertel des Vorderarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

toms an dem dorsalen des achten. Im Querschnitt Fig. 32 hat sich das primitive Verhalten wieder in vollkommener Weise hergestellt. Der Ventralstreifen des sechsten lagert zwischen jenem des fünften und siebenten Myotoms. Durch dieses eigenthümliche Verhältnis der ventralen Myotomstreifen am Oberarm ist also das sechste Myotom eine kurze Strecke ventrales ulnares Randmyotom. Diese Strecke stimmt mit der Lücke zwischen der Insertion des M. coraco-brachialis und dem Ursprung des Pronator teres überein. Durch dieses streckenweise Fehlen von Material aus mehr caudalen Myotomen tritt der sehr eigenthümliche Zustand auf, dass die ganze Ventralmuskulatur an dieser Stelle nur von zwei Myotomen herstammt, und zwar von den zwei meist proximalen, welche an der Bildung der Extremitätenmuskulatur betheiligt sind.

Schon oberhalb des Cubitalgelenkes ist die regelmäßige Anordnung wiederhergestellt. Das sechste Myotom nimmt mit seinen beiden Streifen wieder eine Mittellage zwischen den serial vorhergehenden und nachfolgenden ein. Dieser Zustand ändert sich aber bald am Vorderarme, was den Ventralstreifen anbelangt. Nachdem der Biceps brachii und der Brachialis internus zur Insertion gekommen sind, nimmt der Ventralstreifen des sechsten Myotoms die Stelle eines Randmyotoms ein und behält diese Eigenschaft bis über den distalen Abschnitt der Extremität bei. Der dorsale Streifen dagegen behält in der ganzen Länge des Zeugopodiums eine Mittellage wie am Oberarme und erst auf der Hand, welcher Extremitätenabschnitt vom fünften Myotom überhaupt nicht erreicht wird, kommt auch der Dorsalstreifen des sechsten Myotoms dem radialen Rand entlang zu verlaufen. Auf dem meist distalen Abschnitt der vorderen Extremität stoßen also wieder ventraler und dorsaler Theil des sechsten Myotoms an einander, für die Hand bildet das sechste Myotom das radiale Randmyotom.

Fig. 36.



Querschnitt durch das distale Viertel des Vorderarms. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

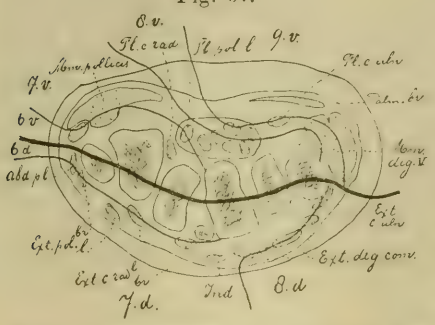
Vom siebenten Myotom sind auf allen Querschnitten der dorsale und ventrale Streifen durch das Skelet von einander getrennt. An keiner Stelle stoßen beide Portionen an einander. Radialwärts finden sich die Streifen des sechsten und fünften, oder des sechsten allein, ulnarwärts solche von mehr caudalen Myotomen. Das siebente Myotom liegt also in seiner ganzen Länge ulnarwärts vom sechsten.

Der Ventralstreifen ist, wenigstens wenn wir die der Extremitätenachse entlang verlaufenden Muskeln in Betracht ziehen, am Oberarme wenig entwickelt. Nur im M. coraco-brachialis findet sich dessen Material wieder. Es ist, so weit sich dieser Muskel am Oberarme ausdehnt, ulnares Randmyotom (Fig. 29), und da über dieselbe Strecke nicht der ventrale, aber wohl der dorsale Streifen des achten Myotoms zur Entwicklung kam, liegen hier Ventralstreifen des siebenten und Dorsalstreifen des achten Myotoms unmittelbar an einander.

Weiter distalwärts findet sich in der Kontinuität dieses Myotomstreifens eine Unterbrechung. In Fig. 30 und 31 ist kein ventrales Material vom siebenten Myotom getroffen. Erst in der Höhe des

distalen Endes des Humerus taucht es wieder auf und findet sich hier zwischen den Ventralstreifen des sechsten und achten Myotoms, also in seinem ursprünglichen Verhalten gelagert (Fig. 32). Allerdings findet es sich hier durch die stellenweise starke Breitenentwicklung des sechsten Myotoms in einer ausgesprochen ulnaren Lagerung. Dieses Verhalten wechselt ziemlich bald in dem distal folgenden Abschnitt des Myotoms, da es auf dem Vorderarme rasch eine mehr radiale Lagerung sich erobert. Es ruht hier in der Tiefe mit seiner Basis auf der Membrana interossea und den anliegenden Streifen der Ulna und des Radius.

Fig. 37.



Querschnitt durch die Hand. Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 29.

Der Dorsalstreifen des siebenten Myotoms zeigt nicht das eigenthümliche Verhalten der ventralen Portion. Denn von einer Unterbrechung in der Kontinuität ist hier gar nicht die Rede, das ganze Myotom streckt sich in ununterbrochenem Zusammenhang über die ganze Länge der Extremität aus. Es fungirt an keiner Stelle als Randmyotom. In seiner ganzen Ausdehnung liegt es ulnarwärts vom Dorsalstreifen des sechsten und radialwärts von solchen des achten Myotoms und lässt dadurch sein primitives Verhalten noch ins Licht treten.

Dass in dem Ventralstreifen eine Unterbrechung vorhanden ist, während eine solche für den Dorsalstreifen nicht zu verzeichnen ist, dieselbe sich als eine Längszone der ganzen dorsalen Fläche der Extremität entlang ausdehnt, deutet darauf hin, dass bei der Differenzirung den beiden Streifen des Myotoms eine gewisse Unabhängigkeit von einander zuerkannt werden muss.

Das achte Myotom zeigt in seinen beiden Streifen zu verzeichnende topographische Beziehungen. Der Ventralstreifen fängt am Oberarme erst in der Höhe des Epicondylus internus an. Stellen wir neben diese Thatsache jene, dass auch weiter proximalwärts keine ventralen Muskeln sich aus dem achten Myotom bilden und an dem Humerus zum Ansatz gelangen, so fällt es ins Auge, wie beschränkt der Ventralstreifen des achten Myotoms sich über die freie Extremität hinausstreckt. An der Stelle wo es auftritt (Fig. 32)

findet es sich ulnarwärts vom siebenten, ist aber noch kein Randmyotom, da es sich direkt bei seinem Auftreten zwischen dem siebenten und neunten gelagert findet. Dieses Verhältnis dauert distalwärts fort. Es ruht mit seiner Basis in seiner ganzen Ausgestrecktheit auf der Ulna, vielleicht etwas auf der Membrana interossea. Dass es mit seiner auf dem Skelet liegenden Grundfläche ganz ulnar vom Radius gelagert ist, geht wohl daraus hervor, dass es keine Muskeln giebt, welche mit Hilfe des achten Myotoms gebildet werden und von dem Radius Ursprung nehmen.

Der Dorsalstreifen des achten Myotoms unterscheidet sich in zwei Hinsichten vom Ventralstreifen. Erstens findet er sich in der Oberarmmuskulatur in der ganzen Länge dieses Skelettheiles. Man trifft ihn ununterbrochen an, von Fig. 29 bis Fig. 32. Eine zweite Eigenthümlichkeit ist, dass er in seiner ganzen Länge die Dignität vom dorsalen ulnaren Randmyotom besitzt. Er ist also vom proximalen Anfang an bis zum Ende an einer Seite durch die Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur limitirt. Durch die Veränderungen in dem Myotom, das als ventrales ulnares Randmyotom fungirt, findet er sich ventralwärts successive in unmittelbarer Nachbarschaft des siebenten (Fig. 29), sechsten (Fig. 30 und 31) und neunten (Fig. 32 und folgende) Myotoms. Die topographischen Verhältnisse zum Dorsalstreifen der Myotome sind dagegen ganz primitiv geblieben, er findet sich in dieser Beziehung immer ulnar vom unmittelbar vorhergehenden.

Das neunte Myotom hat nur einen einzelnen Streifen über die auswachsende Extremitätensprosse ausgeschickt und dieser Streifen hat sich dem Ventraltheil der Extremitätenmyotome angeschmiegt. Er fängt am distalen Ende des Oberarms an und streckt sich bis über den distalen Abschnitt der Extremität aus. Vom Anfang an bis zum Ende fungirt er als ulnares ventrales Randmyotom und nimmt bezüglich der vorhergehenden eine ursprüngliche Lagerung ein, da er ulnar vom Ventralstreifen des achten Myotoms sich findet.

Fassen wir die jetzt für die einzelnen Myotomstreifen gewonnenen Thatsachen zusammen, damit sich das Typische in dieser Lagerung übersichtlich ergebe, so hat sich Folgendes gezeigt. Es ist in der ganzen Länge der Extremität eine Trennung von dorsalem und ventralem Muskelmaterial durchführbar. Beide Muskelmassen bilden ein zusammengehöriges polymeres Stratum. Jede dieser Massen streckt sich vom proximalen bis zum distalen Ende der Extremität aus. Jede derselben ist aus metameren Streifen aufgebaut, welche ein-

ander nahezu parallel der Achse der Extremität entlang in proximo-distaler Richtung verlaufen. In diesen beiden Massen ist das Material so gelagert, dass sich radial das Material von dem meist cranialen Myotom befindet, welches an der Bildung der Extremitätenmuskulatur betheiligt ist, während am meisten ulnarwärts das Produkt vom meist caudalen theilnehmenden Myotom gelagert ist. Die zwischenliegenden folgen einander regelmäßig in radio-ulnarer Richtung auf. Die Grenzen zwischen den Myotomstreifen weisen nicht den geringsten Zusammenhang mit den Grenzen zwischen Muskelgruppen oder einzelnen Muskeln auf, d. h. bei der Differenzirung aus der gemeinschaftlichen Muskelmasse haben sich die Grenzen, welche die für jeden Muskel angewiesene Bildungsmasse limitirten, in völliger Unabhängigkeit von den Grenzen zwischen den metameren Muskelstreifen ausgebildet.

Unterzieht man die Figg. 29—37 einer successiven vergleichenden Betrachtung, dann kommt eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit in den Lagerungsbeziehungen der Myotomstreifen zur Anschauung. Am Oberarme sind die Myotomstreifen regelmäßig neben einander geordnet, ohne dass wir einen triftigen Grund haben, von einer Superposition der Streifen in Bezug zu einander zu sprechen. Die die verschiedenen Streifen trennenden Grenzflächen stehen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche des Skelets. Im letzten durch den Oberarm geführten Querschnitt (Fig. 32) ist der Zustand besonders an der Ulnarseite der ventralen Muskulatur ein wenig komplicirter. Hier vermag man, von der Ventralfläche betrachtet, von einer Superposition der Streifen zu sprechen, wobei der Streifen des siebenten Myotoms die meist oberflächliche Lagerung, jener des neunten die tiefste einnimmt. Dieser Zustand, der erst später nach der Besprechung vom Skelet näher gewürdigt werden kann, findet seine Ursache in dem Umstand, dass an dieser Stelle in den vielen Muskeln, welche an dem Epicondylus ulnaris ihren Ursprung nehmen, metameres Muskelmaterial von drei Myotomen auf eine beschränkte Ursprungsfläche am Skelet angewiesen ist. Am folgenden Schnitte (Fig. 33) hat sich der Zustand wieder mehr regelmäßig geordnet. Zugleich aber finden sich in dieser Figur schon Anklänge an ein Verhältnis, die, je niedriger der Schnitt genommen ist, desto schärfer hervortreten. Die Myotomgrenzflächen zeigen sämmtlich die Tendenz durch die Querumrisse der Muskeln hindurch in radialer Richtung zu verlaufen. Dies gilt sowohl für jene in der ventralen Muskulatur als auch für jene in der dorsalen. Diese Tendenz bestätigt sich

an sämmtlichen folgenden Schnitten und je mehr distal der Schnitt auf den Vorderarm fällt, desto schärfer ist diese Eigenthümlichkeit ausgeprägt. Besonders aber ist dasselbe der Fall an der dorsalen Muskulatur. Die Folge davon ist, dass zwar noch immer die Myotomstreifen in radio-ulnarer Richtung neben einander geordnet sind, aber dass allmählich ein komplicirteres Verhältnis auftritt. Die ulnaren Streifen fangen an, in schräger Richtung ihre radial gelagerten Nachbarn zu überdecken, d. h. es wird eine Superposition der Myotome in jenem Sinne eingeleitet, dass Material von radialen (ontogenetisch-rostral gelagerten) Myotomen eine tiefere Lage anzunehmen anfängt, während das Material von mehr ulnaren (ontogenetisch-caudal gelagerten) Myotomen eine mehr oberflächliche Lage erobert. Dieser Zustand am Vorderarme eingeleitet und zum allmählich schärferen Ausdruck gelangend, tritt am distalen Abschnitt der Extremität so stark in den Vordergrund, dass derselbe der Lagerung der Myotomstreifen an der Hand einen ganz besonderen Charakter verleiht und dieselbe in einen gewissen Gegensatz mit jener des Oberarms stellt. Mit Fug und Recht darf man von der Hand behaupten, dass hier das metamere Material so gelagert ist, dass solches von mehr rostralen Myotomen eine tiefere Lage einnimmt, solches von mehr caudalen eine oberflächlichere. Doch haben wir noch Anhaltspunkte in der Lagerung genug, um dieselbe als einen abgeänderten Zustand von jenem zu betrachten, wo das metamere Material rein radio-ulnarwärts neben einander gruppirt war. Denn als Ganzes kommt doch in der That jedem Myotomstreifen noch eine radiale Lagerung mit Bezug auf jene des ontogenetisch-caudal folgenden Myotoms zu.

Dieser Zustand ist in mancherlei Hinsicht bemerkenswerth. Denn er giebt Anlass zu folgendem Satz: eine Superposition von Myotomen findet am proximalen Abschnitt der Extremität nicht statt, in distaler Richtung aber werden rostrale von caudal folgenden Myotomen superponirt (vgl. Fig. 38 und 39). Die Streifen verlaufen nicht mehr neben einander, sondern dieselben schieben sich über einander, die einfachen topographischen Verhältnisse werden in mehr komplicirte umgewandelt. Diese Umwandlung muss von großem Einfluss auf die Ätiologie der Anatomie vom Nervensystem gewesen sein. Denn mit der Abänderung in den Lagerungsbeziehungen der Endgebiete desselben verändern sich eben so die Lagerungsbeziehungen der spinalen Nerven. Im proximalen Abschnitt der Extremität in paralleler Richtung ursprünglich neben einander gelagert, sind sie im distalen Abschnitt mehr über einander zu liegen gekommen.

Es lassen sich am differenzirten Muskelsystem Einrichtungen und topographische Beziehungen nachweisen, welche in engem Konnex mit der Superposition der Myotomstreifen am distalen Abschnitt der Extremität stehen. Wir haben gesehen, dass am Oberarme und Vorderarme die Muskeln, welche aus mehr caudalen Myotomen sich differenzirt haben, ulnar gelagert sind. Hand in Hand damit nehmen metamer caudal angelagerte Muskeln an mehr ulnaren Zonen vom Skelet ihren Ursprung, wie es später bei der Besprechung der Sklerozonie näher gezeigt werden wird. Knüpfen wir diese Thatsache an jene der Superposition von ulnaren (caudalen) Myotomen im distalen Theil der Extremität fest, so werden wir theoretisch nothwendig zu der Folgerung gezwungen, dass nun im Allgemeinen, wo ein Muskel oder Muskelsehne von anderen gekreuzt wird, diese Kreuzung immer so zu Stande kommt, dass der ulnar vom Skelet entspringende (aus mehr caudalen Myotomen differenzirte) Muskel seine Sehne immer über jene des mehr radial vom Skelet entspringenden (aus mehr rostralen Myotomen differenzirten) Muskels hinsendet und nicht umgekehrt. Der überkreuzende Muskel muss immer von der Ulnarseite kommen. Fragt man in wie weit diese theoretische Behauptung mit dem wirklichen Thatbestand übereinstimmt, dann weise ich auf folgende Erscheinungen: der Brachioradialis wird überkreuzt von dem ulnar kommenden M. abductor pollicis longus; die beiden Extensores carpi radiales werden überkreuzt von den Musculi extensores pollicis longus et brevis. Beide letzteren entspringen hinsichtlich der erstgenannten ulnar vom Skelet; der Abductor pollicis longus wird überkreuzt durch den ulnar von ihm entspringenden M. extensor pollicis brevis, wenigstens seine Sehne nimmt eine tiefere Lage ein.

An der Volarfläche besteht eine Überkreuzung von Muskelsehnen nicht wie an der Dorsalfläche. Wohl konnte ich darauf hinweisen, dass der Flexor pollicis longus von dem Flexor carpi radialis überkreuzt wird, welcher hinsichtlich des erstgenannten Muskels ulnar entspringt. Allein ich glaube, dass die Lagerungsbeziehung zwischen beiden Muskeln unter dem Einfluss anderer Momente zu Stande kam, wie später gezeigt werden wird. Es fällt hier nur das Verhalten des vom ulnar kommenden M. adductor pollicis mit Bezug auf den Interossei zu verzeichnen. So viel lässt sich für den ganzen distalen Abschnitt behaupten, dass niemals ein radial entspringender Muskel über einen ulnar entspringenden hinwegverläuft, wohl umgekehrt. Vielleicht ist dies Verhältnis vergleichend anatomisch verwendbar.

In der erwähnten Thatsache erblicken wir eine Beziehung zwischen Topographie und Metamerie.

Die Superposition der Myotome an dem distalen Abschnitt der Extremität ist noch in anderer Richtung folgereich. Denn dieser Zustand macht es einfach unmöglich, für das Handskelet die Sklerozonie zu rekonstruiren. Die Beweisführung knüpft sich an die Figg. 38 und 39. Die Möglichkeit der Darstellung der Sklerozonen (die Anheftungszonen der Myotome am Skelet) wird durch den Umstand geboten, dass das Muskelmaterial schon in einer sehr frühen Epoche der Entwicklung — wenn dasselbe noch undifferenzirt ist — seine Verbindung mit dem unterliegenden mesenchymatösen Blastem erlangt. Wo die Myotomstreifen regelmäßig in radio-ulnarer Richtung ohne Superposition neben einander gelagert sind, da müssen eben so die Sklerozonen in gleicher Lagerung neben einander ver-

Fig. 38.

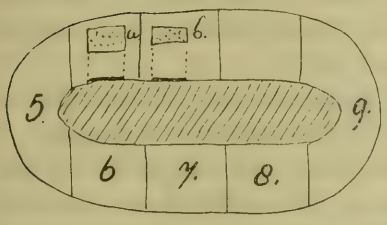
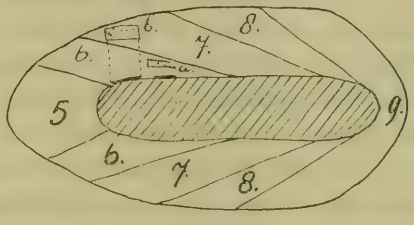


Fig. 39.



Erklärung im Text.

laufen. Dieser Zustand, der sich am größten Theil der freien Extremität wirklich vorfindet, wird dargestellt in Fig. 38, welche einen schematischen Querschnitt der Extremitätensprosse mit dem axialen Blastem und den umhüllenden Myotomstreifen darzustellen bezweckt. Dieselben reihen sich in radio-ulnarer Richtung regelmäßig neben einander. Wie auch die Bildungsmasse zweier Muskeln mit Bezug zu einander gelagert sind, immer wird der mehr caudal angelagerte Muskel sich ulnar von jenem am Skelet festheften, welcher aus mehr rostralen Myotomen seinen Ursprung nimmt.

Ganz anders aber liegen nun die Verhältnisse am Handskelet. Ich habe zur Verdeutlichung in Fig. 39 die Sache so unkomplicirt wie möglich vorgestellt, als hätten wir nur mit zwei monomeren Muskeln zu thun, *a* und *b*. Gesetzt, Muskel *a* bildete sich nur aus dem sechsten Myotom und zwar aus jenem Theil des Dorsalstreifens

desselben, der unmittelbar an jenen des siebenten grenzt, während der Muskel *b* sich aus dem siebenten Myotom bildet. Am Vorderarme würde die Bildungsmasse beider Muskeln gegenseitig so gelagert sein, dass jene des Muskels *b* sich ulnar von jener des Muskels *a* sich erstreckt und in gleicher Beziehung werden sich ihre Anheftungsflächen am Skelet verhalten. Aber distalwärts ändern sich diese Verhältnisse. Die Masse des Muskels *b* schiebt sich dem allgemeinen Verhalten der Myotome gemäß in radialer Richtung über jene des Muskels *a* hinweg. Und dadurch wird die Möglichkeit geschaffen, dass, wenn die Bildungsmasse des Muskels *b* zur Insertion gelangt, d. h. wenn sie die unmittelbar untergelagerte Blastemmasse zur Anheftung nimmt, dass dann diese Insertionsfläche radial in Bezug jener des Muskels *a* zu liegen kommt. Solche Zustände kommen in der That am Handskelet vor. Es finden sich wirklich Insertionsflächen von mehr caudal angelegten Muskeln, radial von solchen, welche aus mehr cranialen Myotomen differenzirt sind.

Es genügt an dieser Stelle auf diese Erscheinung als Äußerung der topographischen Verhältnisse der Myotomstreifen am distalen Theile der Extremität hingewiesen zu haben.

Noch müssen wir auf eine Koincidenz der Phänomene am Myotomen- und Dermatomensystem die Aufmerksamkeit lenken.

Bei der Besprechung des Dermatomensystems kam ich zu dem Resultat, dass sich anatomisch an der Extremität keine derartige Superposition der Dermatome nachweisen lässt, dass jede Hautstelle plurispinal innervirt sei. Nur für den meist distalen Abschnitt der Extremität muss ich eine sicher begründete Annahme machen. Die spinale Zusammensetzung der Fingernerven zwingt zur Auffassung, dass die Haut von Hand und Finger plurispinal innervirt ist, dass es in diesem Bezirk eine Superposition der Dermatome giebt. Ich wünsche nicht auf die möglichen Ursachen einzugehen, woraus hier ein übereinstimmendes Verhältnis zwischen Myotomen und Dermatomen besteht und ob es sich hier um einen caudalen Zusammenhang oder um einen unabhängigen Parallelismus der Erscheinungen handelt.

Beziehungen zwischen Metamerie und Funktion.

Die Unabhängigkeit der Intersegmentalgrenzen von jenen zwischen Muskeln und Muskelgruppen ist das meist sichere Fundament für die Behauptung, dass es keine Korrelation zwischen Metamerie

und Funktion giebt. Daraus muss unmittelbar gefolgert werden, dass der spinale Innervirungsmodus der Muskeln nicht unter der Herrschaft eines physiologischen Princips steht, nicht durch ein solches bestimmt wird. Denn wäre dieses der Fall, dann müsste eine Beziehung bestehen zwischen Muskelgruppirung und spinaler Innervirung, dann müsste das Material eines Myotoms sich nur wiederfinden in einer Gruppe oder mehreren Gruppen von Muskeln, welche mit einander in Zusammenhang stehen dadurch, dass dieselben zusammenwirken müssen, um eine einfache oder kombinirte Bewegung zu Stande kommen zu lassen. Von alledem sehen wir nichts. Für eine einfache Bewegung, wie z. B. Flexion der Hand mittels der Flexores carpi muss sich Material kontrahiren, das vom sechsten, siebenten, achten und neunten Myotom herstammt, d. h. vom Gehirncentrum aus muss der Reiz zu dieser Bewegung längs vier Spinalnervenstämmen zur Peripherie geleitet werden. Für die antagonistische Wirkung, die Dorsalflexion der Hand mittels der drei Extensores carpi wird dagegen nur Material von drei Myotomen herkömmlich in Kontraktion versetzt, — also geht der Reiz für diese Bewegung längs drei peripheren spinalen Bahnen zu den Muskeln. Für die Flexion des Vorderarms mittels Biceps und Brachialis internus wird Material von zwei Myotomen (dem fünften und sechsten), für die antagonistische Wirkung mittels der Anconaei solches von drei Myotomen in Kontraktion versetzt. Im ersteren Falle geht der Reiz also längs zwei metameren Bahnen zur Peripherie, im zweiten Falle längs drei. Diese zwei Beispiele genügen, um zu zeigen, dass für das Zustandekommen einfacher Bewegungen Kontrahirung von polymerem Material gefordert wird.

Darin dürfen wir aber nicht eine physiologische Nothwendigkeit erblicken. Es lässt sich sehr gut denken, dass eine einfache Bewegung, z. B. Flexion des Daumens, durch Kontrahirung von Material eines einzigen Myotoms zu Stande kommt. Eben dass solches in der That nicht der Fall ist, ist wieder ein Beweis, dass Metamerie und Funktion zwei Begriffe sind, welche beim Menschen in keiner Weise mehr einigen Zusammenhang zeigen.

Die gegebenen Beispiele, welchen beliebig mehrere zur Seite gestellt werden können, lenken die Aufmerksamkeit noch auf einen anderen Umstand. Man könnte vielleicht eine Beziehung zwischen Funktion und Metamerie noch darin suchen, dass antagonistische einfache Bewegungen durch Kontraktion von Material derselben Myo-

tome zu Stande kommen sollte. Auch in dieser Richtung müssen wir jede Beziehung von der Hand weisen. Für Flexion der Hand wird quadrimeres Material in Anspruch genommen, für Extension trimeres, — für Flexion des Vorderarms dimeres, für Extension trimeres.

In keiner Hinsicht gelingt es uns also, für die einfachen Bewegungen etwas aufzufinden, das auf eine Korrelation zwischen Funktion und Metamerie hinweist.

Und für die kombinirten Bewegungen gelingt uns so etwas nicht besser. Schon die polymere Natur der einzelnen Muskeln erweist sich eine derartige Auffassung nicht günstig. Versuchen wir z. B. eine Parirbewegung in ihre Komponenten aufzulösen (Abduktion und Auswärtsrotation der ganzen Extremität, Supination und Extension des Vorderarms, Flexion der Finger, Extension der Hand), dann zeigt es sich unmittelbar, dass für eine derartige Bewegung zweifelsohne Kontraktionen von dorsalem und ventralem Material sämmtlicher Myotome zu Stande kommen, woraus das Muskelsystem der Extremität sich differenzirt hat. Für eine derartige Bewegung geht also der Reiz längs allen Spinalnerven, welche die Muskulatur der Extremität innerviren

Von Zeit zu Zeit treten auch Anatomen für eine Beziehung zwischen Metamerie und Funktion ein (siehe z. B. Merkel [28. II. Bd. pag. 248; citirt in meiner ersten Abhandlung dieses Jahrbuchs Bd. XXV. pag. 479]). So schreibt auch Edinger (10 pag. 312): »Es ist sehr wahrscheinlich geworden, dass zwei gewöhnlich koordinirt arbeitende Muskeln von der gleichen Wurzel innervirt sind.« Von der gleichen Wurzel innervirt sein, ist gleichbedeutend mit von demselben Myotom herstammen, isomer sein. Die Unrichtigkeit des citirten Passus kann man auf zwei Weisen zeigen. Erstens durch den Hinweis, dass koordinirt funktionirende Muskeln thatsächlich nicht isomere sind und zweitens durch die Untersuchung, ob die Muskeln, welche von einer Wurzel innervirt werden — isomere sind — in der That bei Kontraktion eine natürliche Bewegung zum Vorschein rufen. Den ersten Beweis habe ich schon oben erbracht. Die Flexion der Hand kommt durch zwei Muskeln zu Stande, welche, obwohl beide dimerer Natur sind, doch kein Myotom gemein haben (Flexor carpi radialis aus 6 und 7, Flexor carpi ulnaris aus 8 und 9). Dasselbe gilt für die beiden Extensoren. Neben diesen beiden Beispielen erwähne ich noch die beiden Vorwärtszieher des Schultergürtels, den Pectoralis minor und den Serratus anticus; ersterer herkömmlich

aus dem siebenten und achten Myotom, letzterer aus dem fünften, sechsten und siebenten; die beiden Pronatoren des Vorderarms, von denen der Teres sich bildet aus dem sechsten und siebenten Myotom, der Quadratus aus dem siebenten, achten und neunten. Dass natürlich an der anderen Seite koordinirt arbeitende Muskeln auch isomerer Herkunft sein können, braucht keine besondere Erwähnung, ja selbst ist Isomerie bei koordinirt arbeitenden Muskeln ziemlich häufig (Supraspinatus + Infraspinatus, Flexor digitorum communis profundus + sublimus, Biceps brachii + Brachialis internus). Aber es liegt hierin nicht der Ausdruck einer physiologischen Nothwendigkeit. Nicht die koordinirte Funktion, welche die Muskeln einmal am differenzirten Muskelsystem aufweisen sollten, war der Faktor, welcher bestimmte, dass die Muskeln von den zwei gleichen Spinalnerven innervirt sein mussten, d. h. ihr Bildungsniveau in den beiden gleichen Myotomen haben sollten, sondern diese Isomerie beruht darauf, dass diese Muskeln sich einmal je aus einer Masse differenzirten, welche in den beiden gleichen Myotomen gelagert war und dass ihre schließlichen Anheftungspunkte bezüglich der Skeletachse so zu liegen kamen, dass sie bei Kontraktion eine analoge Bewegung zur Folge hatten. Es ist nicht die geforderte Funktion, welche die Grenze der Bildungsmasse beider Muskeln in ein übereinstimmendes Verhältnis zur Intersegmentalgrenze gebracht hat, sondern die phylogenetische Entwicklung des Muskelsystems hat die Isomerie der beiden Muskeln entstehen lassen; ihre definitive Lagerung zur Skeletachse verleiht ihnen gleiche Wirkung. Die Koordination ist also das Sekundäre, die Isomerie das Primäre.

Überdies darf man nicht übersehen, dass die phylogenetische Entwicklung des Systems schon längst isomeres Material über eine Anzahl einzelner Muskeln vertheilt hat. Dass dabei Synergisten metamere Verwandtschaft bekamen oder beibehielten, darf nicht Wunder nehmen, wenn man die große Anzahl der Muskelindividuen mit der geringen Anzahl der verwertheten Myotome vergleicht.

Die Regel aber, dass koordinirt arbeitende Muskeln isomere sein sollten, wird durch die oben gegebenen Beispiele aufgehoben. Wie gesagt, vermag man die Unrichtigkeit einer derartigen Auffassung noch durch Beantwortung der Frage zu beweisen, ob die Kontraktion sämmtlicher isomerer Muskeln eine natürliche Bewegung zur Folge hat oder nicht. Schon ein flüchtiger Blick auf die Tabelle pag. 127 zwingt diese Frage in negativem Sinne zu beantworten. Wählen wir aber, um ein kurzes Beispiel zu nehmen, das vierte Segment

(vgl. auch die Tabelle Morph. Jahrb. Bd. XXV pag. 495). Reizung des vierten Spinalnerven würde, abgesehen von dem von ihm innervirten Theil der dorsalen Rückenmuskulatur, den Musc. diaphragmaticus, den Levator scapulae, den Supraspinatus, den Trapezius, den Longus capitis und colli, den Scalenus medius und den Subclavius zur Zuckung bringen, aber jeden dieser Muskel nur partiell. Statt eine natürliche koordinirte Bewegung, würde es eine fremde Zwangsbewegung sein, welche eine gleichzeitige Kontraktion genannter Muskeln zur Folge hat Noch schärfer tritt dies hervor, wenn man sich die sämmtlichen Muskeln eines mehr caudalen Myotoms in gleichzeitige Zuckung versetzt denkt, wie z. B. jene des siebenten. Wo aus dem vierten Myotom noch keine Muskeln differenzirt sind, welche in antagonistischem Sinne wirksam sind, da ist dasselbe beim siebenten in ausgesprochener Weise der Fall. Gleichzeitige Kontraktion der Derivate eines solchen Myotoms würde also theilweise resultatlos bleiben, da sich die Antagonisten einander in ihrer Funktion zum Theil neutralisiren. Reizung eines solchen Spinalnerven ergiebt also eine Bewegung, welche man nur schwerlich als eine natürliche anzusehen vermag. Es würde gleichsam nur jener Überschuss der vielseitigen Kontraktionsresultate sein, welcher nicht durch Antagonismus unterdrückt werden konnte.

Die jetzt anatomisch festgestellte metamere Anlage der Muskeln ist so überzeugend, dass, wie ich meine, die Frage, ob es eine Beziehung zwischen Funktion und Metamerie beim Menschen giebt, wohl für gut im negativen Sinne beantwortet ist. Bei den niedersten Vertebraten mit ihrem einfachen, so wenig differenzirten Muskelsystem der Flosse darf man eine Beziehung zwischen beiden Principien vielleicht in dem Sinne finden, dass die Muskelknospen der cranialen Myotome eine Abduktion der Flosse, jene der caudalen eine Adduktion derselben bewirken, während die mittleren entweder eine Hebung oder Senkung zur Folge haben, je nachdem sich die dorsalen oder ventralen Streifen derselben kontrahiren. Derartige Verhältnisse fand ich wenigstens in sehr allgemeinen Umrissen bei Haien. Die Zustände sind bei diesen Thieren aber gerade jenen des Menschen gegenübergestellt. Dort eine beschränkte Zahl Exkursionsmöglichkeiten der Extremität, bei Herkunft der Muskulatur aus vielen Myotomen, hier eine Betheiligung weniger Myotome, bei einer außerordentlich gesteigerten Zahl von Bewegungsmöglichkeiten.

Weisen wir also eine Korrelation zwischen Muskelmetamerie und Muskelfunktion von der Hand, so ist dadurch zugleich ausge-

sagt, dass wir dem Nervenplexus, welcher von den Spinalnerven gebildet wird, keine physiologische Bedeutung beilegen dürfen. Das periphere Terrain einer Plexuswurzel (eines Spinalnerven also) ist nicht eine funktionelle Einheit. Dass doch immer einige Anatomen derartigen Anschauungen beipflichten, findet seinen Grund in der Thatsache, dass die Kenntnis der Lokalisation der Spinalnerven bisher auf klinischen Erörterungen beruht. Wie fehlerhaft derartige Tabellen sind, ist an einem einzigen Beispiel zu zeigen. Merkel und Edinger (l. c.) und eben so Rauber (37, pag. 564) haben die bekannte von Starr zusammengestellte Tabelle aufgenommen. In derselben finde ich, dass der N. dorsalis I (der N. spinalis IX) die Strecker des Daumens innerviren soll. Die Daumenextensoren sind vom N. radialis innervirt, einem Nerv, der, wie es bei einfacher Präparation des Plexus schon zu sehen ist, sich gar nicht mit Hilfe des N. dorsalis I bildet. An vielen Brachialplexussen habe ich immer gesehen, dass die meist caudale Wurzel des N. radialis vom letzten spinalen Halsnerven stammt. So fand ich es immer und so ist es auch von Herringham (19) gefunden, der fünfundfünfzig Plexus brachiales auf ihre Zusammensetzung untersucht hat. Schon die makroskopische Betrachtung des Plexus fördert das Fehlerhafte in der von Starr gegebenen Tabelle zu Tage und es ist wünschenswerth, dass dieselbe aus der anatomischen Litteratur verschwindet, damit sie nicht von dieser Seite einen Stempel der Zuverlässigkeit erlange.

Die Bedeutung der Längsrichtung in dem Verlauf der Myotomstreifen in der Extremität.

Die ventralen und dorsalen Myotomstreifen der freien Extremität sind in radio-ulnarer Richtung neben einander gelagert und verlaufen der Längsachse der Extremität parallel. Das meist rostral liegende Myotom findet sich längs dem Radialrande der Extremität. Dieses Lagerungsverhältnis ist ein neuer Beweis dafür, dass der radiale Rand der Extremität identisch ist mit dem rostralen Rand der Extremitätensprosse.

Der Längsverlauf der Myotomstreifen ist etwas Althergebrachtes und weist auf gewisse sehr primitive Zustände der Extremitätenmuskulatur zurück. Bei den Selachiern verlaufen die Myotomderivate mehr oder weniger parallel von der Flossenwurzel bis zum distalen Rande der knorpeligen Flosse, um sich hier theils

an den Knorpelstrahlen zu inseriren, theils an den Hornfäden. An dem propterygialen Rand finden sich die Derivate der meist rostralen theilnehmenden Myotome, an dem metapterygialen jene der meist caudalen. Wir haben also einen bestimmten Grund, um den propterygialen Rand der Haiflosse mit dem radialen Rand der Vorderextremität des Menschen (und wohl aller Landwirbelthiere?) zu homologisiren, während wir den metapterygialen Rand der Flosse uns homolog mit dem ulnaren Rand der Extremität der höheren Vertebraten zu denken haben. Die topographischen Beziehungen des metameren Muskelmaterials bestimmt die Stellung, welche ich in der Frage nach der Homologie der Ränder von Flosse und Landwirbelthierenextremität gegenüber nehmen muss. Bekanntlich stehen hier zwei Ansichten gegenüber. Während Emery (11, 12) den Radialrand mit dem Propterygialrand homologisirt, den Ulnarrand mit dem Metapterygialrand, also Ulna und Metapterygium, Radius mit Propterygium übereinstimmen lässt, huldigen Pollard (35) und Klaatsch der gegenüberstehenden Ansicht und behaupten, dass der Metapterygialrand homolog mit Radialrand, Propterygialrand mit Ulnarrand ist. Jener Rand der Menschenextremität, längs welchem sich die rostralen Myotomstreifen erstrecken, ist für mich homolog mit jenem der Flosse, welcher gleiche Beziehungen aufweist. Ich stelle mich desshalb ohne Bedenken auf die Seite Emery's. Der Radialrand der Vorderextremität des Menschen, der Propterygialrand der Haiflosse, gehen aus dem primitiven rostralen Rand der Extremitätensprosse hervor, der Ulnarrand der erstgenannten Form und der Metapterygialrand der zweitgenannten stellen den ursprünglichen caudalen Rand der Extremitätensprosse vor. Die metamerologischen Ergebnisse erheben diese Beziehung über allen Zweifel. Nur bei einer derartigen Homologisirung der Ränder ist die Dorsalmuskulatur der Flosse homolog an der Dorsalmuskulatur der menschlichen Extremität. Selbiges gilt für die ventrale Masse. Bei einer Homologisirung wie von Pollard und Klaatsch angenommen wird, ist die Dorsalmuskulatur der Flosse homolog mit der Ventralmuskulatur der menschlichen Extremität und umgekehrt.

In der Anordnung des metameren Muskelmaterials lässt sich also eine Übereinstimmung zwischen der Haiflosse und der menschlichen Extremität konstatiren, eine Übereinstimmung, welche erstens auf eine übereinstimmende Lagerung der Extremitätenleiste beim Menschen und der Selachier hinsichtlich der Körperebenen hinweist und zweitens auf eine Übereinstimmung in der Weise, worauf bei

diesen niederen und hohen Vertebraten das Myotomenmaterial in die Extremität hineinwuchert. Trotz intensiver phylogenetischer Differenzirung tritt das primitive phylogenetische Ausgangsstadium ontogenetisch bei höheren Formen äußerst konservativ wieder in die Erscheinung.

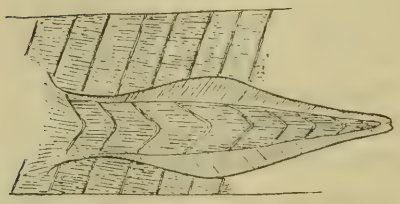
Es besteht aber noch eine Übereinstimmung in anderer Richtung. Bei der Selachierflosse finden wir, dass die Muskelfasern parallel den Intersegmentalgrenzen angeordnet sind. In dieser Hinsicht findet sich die Extremitätenmuskulatur bei den genannten Formen abweichend von jener der Rumpfmuskulatur, wo im Allgemeinen die Muskelfasern mehr oder weniger senkrecht zur Fläche der Septa intermuscularia verlaufen, wie wir es beim Menschen noch im Rectus abdominis bezüglich der Inscriptiones tendineae antreffen. Die Anordnung der Muskelfasern in der Extremitätenmuskulatur des Menschen kommt auch in dieser Hinsicht mit jener der Selachierflosse überein. Und in diesem Verhältnis, in der Richtung der Muskelfasern und der Ligamenta intermuscularia, dürfen wir einen Grund sehen, wesshalb diese letzteren bei der Differenzirung des Muskelsystems verschwunden sind. Eine eventuelle Ausbildung der Ligamenta intermuscularia ist von der Richtung derselben bezüglich der Zugrichtung der anheftenden Muskelfasern abhängig. Verlaufen die Ligamenta senkrecht zu den Muskelfasern, so bieten sie denselben eine vorzügliche Anheftungsstelle, und als dem Muskelsystem gute Dienste leistende Hilfsorgane bleiben sie erhalten. Kommen dagegen die Muskelfasern während der Entwicklung in einen schrägen Verlauf zu den Ligamenta, d. h. steht die Zugrichtung der Fasern schräg zu den Bindegewebssepta, dann bieten letztere schon weniger gute Anheftungsflächen. Es treten Verzerrungen und Unterbrechungen in denselben auf, wie dies vorzüglich in der Arbeit von Seydel für die Zwischensehnen in dem M. obliquus externus der Säugethiere (39) aus einander gesetzt ist. Kommen schließlich die Muskelfasern den Ligamenten parallel zu verlaufen, so haben dieselben jede mechanische Bedeutung für jene verloren; für das Muskelsystem sind sie bedeutungslos geworden und kommen nicht zur Ausbildung.

In den gleichgerichteten Verlauf von Ligamenta intermuscularia und Muskelfasern an der Extremität liegt eine Ursache, dass erstere nicht zur Entwicklung gekommen sind.

Die Anordnung der Myotomderivate, wie wir dieselben bei der menschlichen Vorderextremität und in der Selachierflosse fanden, ist nicht die einzig vorkommende bei den Vertebraten. Es giebt noch

eine Anordnung, bei der die topographische Beziehung der Myotome zur Extremitätenachse eine ganz andere ist. Diese findet sich in der Flosse von Ceratodus (Fig. 40). Hier sind die Myotomderivate nicht wie bei den Selachiern in rostro-caudaler, sondern in proximo-distaler Richtung angeordnet. Namentlich ist dies der Fall bei jenem Theil der Muskulatur, der von DAVIDOFF als Stammmuskulatur beschrieben ist, während die von diesem Autor sogenannte Radialmuskulatur mit schräg verlaufenden Muskelfasern keine Intermuscularsepta mehr zeigt. Die Septa intermuscularia verlaufen nicht der Extremitätenachse parallel, sondern stehen in einem Winkel geknickt senkrecht zu derselben. Die Muskelfibrillen verlaufen senkrecht zu den Septa intermuscularia.

Fig. 40.



Die Metamerie der Muskulatur der Ceratodusflosse. Die Septa folgen einander in proximo-distaler Richtung auf.

Vergleichende Betrachtung des Dermatomen- und Myotomensystems.

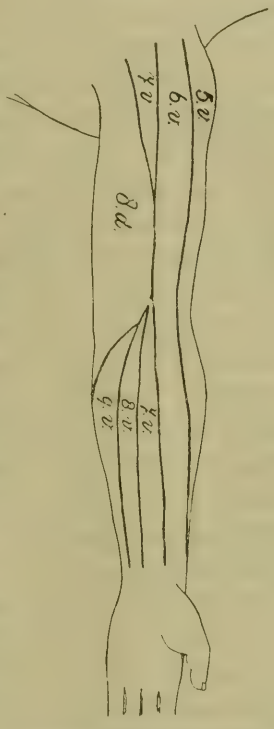
Wir werden jetzt die Anordnung der verschiedenen Dermatome mit der topographischen Lagerung der Myotomderivate vergleichen. Um diese Vergleichung zu erleichtern, habe ich in Fig. 41 ein einfaches Schema entworfen, welches vorzustellen bezweckt, wie die ventralen Myotomstreifen an der freien Extremität gelagert sind, eine Art Projektion dieser Streifen auf die Haut. — Ich bitte diese Figur zu vergleichen mit Fig. 5.

Die erste Folgerung, welche aus einer Vergleichung beider Skizzen resultirt, ist, dass in allgemeinen Zügen sich etwas Übereinstimmendes in der Anordnung der metameren Hautbezirke und der Lagerung der metameren Muskelstreifen der Extremität findet, dass daneben aber in den Einzelheiten vieles Differente zu konstatiren ist, wodurch sich eine verschiedene Natur beider Systeme verräth.

Das fünfte Dermatom ist nur ein einheitlicher Bezirk, worin sich das Gebiet der dorsalen und ventralen sensibelen Nervenfasern unmittelbar an einander schließt, gelagert an der proximalen radialen Fläche der Extremität. Übereinstimmend damit ist, dass das fünfte Myotom ebenfalls sich längs dem radialen Rand der Extremität

ausdehnt, in der Weise, dass ventrale und dorsale Muskelderivate direkt an einander gelagert sind. Als Differenz zwischen beiden ist der Umstand zu verzeichnen, dass das fünfte Dermatom auf eine ziemlich kleine Fläche der Extremität beschränkt ist, während sich das fünfte Myotom nicht nur auf die Extremität ausdehnt, sondern sich am Rumpfe von der dorsalen bis zur ventralen Medianlinie in fast kontinuirlichem Zusammenhang erstreckt. Von diesem Segment gilt es desshalb gewiss nicht, dass seine sensibelen Nervenfasern sich in jenem Theil der Haut ausbreiten, der die aus demselben entstandenen Muskeln überdeckt. Was den der Extremität einverleibten Theil des Segmentes anbelangt, so bringt derselbe sowohl in seinem Dermatom- als auch Myotomabschnitt den Charakter eines radialen Randsegmentes zum Ausdruck.

Fig. 41.



Projektion der Myotomstreifen auf die Ventralfläche der oberen Extremität.

Das sechste Dermatom stimmt in seinen topographischen Beziehungen darin mit dem fünften überein, dass es radiales Randdermatom und distalwärts vom vorhergehenden gelagert ist. Das Typische eines Randdermatoms (direkte Aneinanderlagerung des Gebietes der ventralen und dorsalen Nervenfasern) zeigt es in seiner ganzen Länge. Nicht also das sechste Myotom. Nur in seinem distalen Bezirk trägt er den Charakter eines Randmyotoms. Proximalwärts finden sich zwischen ventralen und dorsalen Elementen desselben solche vom fünften Myotom. Es stimmt darin mit dem sechsten Dermatom überein, dass es sich weiter distalwärts auf die freie Extremität ausdehnt, aber von demselben darin differirt, dass es sich über die ganze Länge der Extremität ausdehnt und daneben seine Elemente am Rumpfe bis zu dessen ventraler und dorsaler Medianlinie ausstreckt. Auch für dieses Segment deckt sich also nicht die Projektion seines Myotoms auf die Haut mit dem zugehörigen Dermatom.

Beim siebenten Segment ist mehr Übereinstimmung zu verzeichnen. Dermatom sowohl als Myotom sind je ganz ulnar vom gleichnamigen

Komponenten des sechsten Segmentes gelagert, weder Myotom noch Dermatom nehmen in irgend einem Abschnitt Stellung als Randsegment. — Darin tritt aber wieder, wie bei den vorhergehenden, eine Differenz auf, dass das Dermatom auf eine distale Strecke der Extremität beschränkt bleibt, während das Myotom sich über die ganze Länge der Extremität ausstreckt, den Rumpf erreicht und sich an dessen dorsale und ventrale Fläche bis zur Medianlinie ausdehnt. Auch hier findet sich also die Muskulatur des siebenten Segmentes reichlich gedeckt von Haut, welche nicht vom siebenten Spinalnerven innervirt ist, selbst nicht, wenn wir nur den Extremitätentheil des Myotoms in Betracht ziehen.

Das achte Dermatom zeigt ungefähr dieselben Charaktere als das siebente. Dorsaler und ventraler Theil ist vollständig getrennt, er ist auf einen distalen Bezirk der Extremitätenhaut beschränkt. Beide Portionen sind ulnar vom siebenten Dermatom gelagert. In der Lagerungsbeziehung hinsichtlich des vorhergehenden Myotoms kommt das Myotom des achten Segmentes mit dessen Dermatom überein. Auch das achte ist ulnar vom siebenten gelagert, dasselbe weist aber dem Dermatom gegenüber eine viel größere Ausdehnung auf; seine dorsale Portion überstreicht die ganze Extremität, seine ventrale geht bis zum Oberarme. Überdies finden sich Derivate des achten Myotoms noch am Rumpfe. Auch hier ist also Übereinstimmendes und Differentes zwischen der topographischen Lagerung beider Komponenten des Segmentes zu verzeichnen.

Konnten wir bei den vorhergehenden Segmenten stets darauf hinweisen, dass das Myotom einen ausgedehnteren Bezirk an der Extremität einnimmt als das Dermatom, so sind für das neunte Segment die Verhältnisse gerade umgekehrt. Während das neunte Myotom nur in beschränkter Weise an der Differenzirung der Extremitätenmuskulatur betheiligt ist, und sich darin nur vom distalen Ende des Humerus bis zum Distalrande der Extremität ausdehnt, so finden wir das neunte Dermatom sich über die ganze Länge der Extremität hinziehen und an deren Wurzel in den Rumpftheil des Dermatoms übergehen. Mit dem zugehörigen Myotom hat es wieder die Stelle als ulnares Randsegment gemein und weist auch noch Übereinstimmendes darin auf, dass es eben so wie das Myotom ulnarwärts vom gleichnamigen Komponenten des achten Segmentes gelagert ist.

Als erstes Ergebnis dieser Vergleichung ist die Thatsache zu vermelden, dass die Haut, welche einen Muskel oder eine Muskel-

gruppe überzieht, nicht immer von demselben Spinalnerven innervirt ist, als die unterliegenden Muskeln. In dieser Richtung besteht keine Beziehung zwischen dem Gebiet der sensibelen und motorischen Fasern eines Spinalnerven. Selbst wenn wir die ganze trunco-zonale und trunco-stelepodiale Muskulatur, deren sie überdeckende Haut von Rumpfspinalnerven innervirt ist, außer Acht lassen und nur die Verhältnisse an der freien Extremität ins Auge fassen, ist eine derartige Beziehung von der Hand zu weisen. Die Inkongruenz beider Systeme ist die Folge der verschiedenartigen Ausbildung der zwei Komponenten eines Segmentes. Während die Myotome in Längsstreifen angeordnet sind, welche — unter Vorbehalt der oben erwähnten Ausnahme — die ganze Länge der Extremität einnehmen, breiten die Dermatome, mit Ausnahme des neunten, sich nur an einem Theil der Längsachse der Extremität aus. Dadurch muss nothwendig jedes Myotom von der Haut gedeckt sein, welche nicht von den ihm zugehörigen Spinalnerven innervirt ist.

Fassen wir das Übereinstimmende unter einem Gesichtspunkt zusammen, so können wir sagen, dass beide Theile eines Segmentes übereinstimmend sind in ihrer Lagerung hinsichtlich der Achse der Extremität. Die eine mittlere Lage einnehmenden Dermatome sind isomer mit den eine mittlere Lage einnehmenden Myotomen, die radialen Randmyotome sind isomer mit den radialen Randdermatomen, und das gleiche Verhalten ist für den Ulnarrand zu konstatiren. Also können wir die für das Dermatomen- und Myotomensystem gesondert aufgefundenen Thatsachen zusammenfassen in dem Satz: »Mit Inachtnahme der speciellen Charaktere ihrer beiden Komponenten sind die rostralen an der Bildung der Extremität betheiligten Segmente radial gelagert, die caudalen ulnar, die mittleren nehmen eine mittlere Lage ein.« Dieses Verhalten ist die Folge der ersten Anlageform der Extremität als eine transversal abstehende Platte mit einer dorsalen und ventralen Fläche, einem rostralen und caudalen Rand. Man kann sich diese Platte zusammengesetzt denken wie aus einer Summe von metameren Sprossen, welche in rostro-caudaler Richtung auf einander folgend, ihre Selbständigkeit eingebüßt haben. Jedes Segment bildet eine Sprosse. Die Intersegmentalgrenzen zwischen den Hautbezirken und dem Muskelsystem gehen verloren (haben thatsächlich wenigstens beim Menschen vielleicht niemals bestanden), die Nerven aber behalten ihre Metamerie bei und ermöglichen uns, jene für das Muskel- und Hautsystem wieder zu bestimmen.

Das Verhalten der Extremitätenmyotome beim Menschen und bei Selachiern.

Ziehen wir einen Vergleich in der Weise, wie das Extremitätenmyotom bei den Selachiern und beim Menschen differenzirt ist, dann können wir vielleicht das Resultat dieser Vergleichung nicht besser formuliren als durch den Satz: »Bei den Selachiern ist das Myotom an der Bildung der Extremitätenmuskulatur betheiligt, beim Menschen geht es darin auf.« Bei den Selachiern ist der Antheil, den das erwachsene Myotom an der Bildung der Extremität nimmt, gering im Vergleich zu dem Theil, der für die Rumpfmuskulatur benutzt wird. Die Figg. 42 und 43 werden uns die Vergleichung zwischen den beiden Differenzirungsmodi erleichtern.

Fig. 42 stellt die Differenzirung eines Myotoms im Bereiche der Brustflosse eines Selachiers dar. Daran sind folgende Abschnitte zu unterscheiden. Der dorsalen Medianlinie anliegend, findet sich jener Theil des Myotoms, welcher in die sogenannte dorsale Muskulatur übergegangen ist. Dieser Theil bekommt seinen besonderen Nervenast oder Äste. Hieran schließt sich ventral eine Muskelpartie an, welche dorsalwärts durch das horizontale Septum und nach unten durch ein viel schwächer entwickeltes Septum begrenzt ist, das die Rumpfmuskulatur schräg durchsetzt von innen und unten nach oben und außen. Dieser Muskelabschnitt — die Pars lateroventralis der ventralen Muskulatur von Göppert (17) — zeichnet sich durch seine vom übrigen Theil der ventralen Muskulatur gesonderte Gliederung sowie durch seine mehr dunkle Farbe aus. Nach außen wird diese Partie durch die folgende zum Theil überdeckt. Auch dieser Theil des Myotoms bekommt seinen eigenen Nervenast, welcher, so weit ich habe nachspüren können, nicht in den ventral anschließenden Myotomtheil übergeht. Dieser — die Pars medio-ventralis von Göppert — erreicht ununterbrochen die ventrale Medianlinie. Von dieser Pars medio-ventralis gehen zwei

Fig. 42.

Die Differenzirung des Extremitätenmyotoms, die Lagerung und Verästelungsweise des innervirenden Spinalnerven bei Acanthias. (Halbschematisch.)

Muskelausläufer in die Extremität über, einer für die dorsale und einer für die ventrale Fläche. Die Extremitätenmuskulatur erscheint also als zwei seitliche Auswüchse aus der ventralen Partie des Myotoms. Durch dieses Auswachsen kann man an der Pars medioventralis in topographischer Beziehung einen Muskeltheil unterscheiden, der dorsal von der Flosse, einen anderen der ventral davon gelagert ist. Das Verhalten des innervirenden Nerven zeigt Fig. 42 genügend. Die Brustflosse ist also ein laterales Gebilde. In dieser Hinsicht bildet dieselbe einen Gegensatz zur Bauchflosse. Im Bereiche derselben fehlt doch am ausgewachsenen Myotom der Abschnitt, welcher zwischen Flossenbasis und der ventralen Medianlinie gelagert ist. Hier ist die Extremitätenmuskulatur nicht wie an der Brustflosse schließlich als ein lateraler Auswuchs des Myotoms anzusehen, sondern das ganze Gebilde ist ventralwärts verschoben, die Extremitätenmuskulatur grenzt an die ventrale Medianlinie. Ich darf hier nicht weiter auf die interessanten Erscheinungen an der Muskulatur und den Nerven der Selachierflosse eingehen und ziehe nur so viel herbei, als zu einem Vergleich in dem Verhalten der Myotome der menschlichen Muskulatur nöthig ist.

Fig. 43.

Erklärung im Text.

Diese Vergleichung lässt unmittelbar sehen (Fig. 43), dass beim Menschen das Myotom in viel ausgiebiger Weise an der Bildung der Extremitätenmuskulatur Antheil nimmt. Abgesehen von jenem Theil, der zum Aufbaue der dorsalen Muskulatur benutzt ist, wird das ganze Myotom für die Bildung der Gliedmaßenmuskulatur verwerthet, mit Ausnahme von jenem geringen Theil, der in die Mm. scaleni (und in den M. longus colli) übergetreten ist. Bei der unteren Extremität ist auch selbst das Analogon dieses letzteren verschwunden. Es ist also allmählich der Rumpftheil der Myotome, der bei den Selachiern noch stark das Übergewicht hat, verschwunden, und auf dessen Kosten hat sich der Extremitätenabschnitt ausgedehnt.

Die Thatsache, dass das ganze Myotom schließlich in Extremitätenmuskulatur übergegangen ist, hat gewiss viel beigetragen zur

phylogenetischen Entstehung des Halses als ein gesonderter Körperabschnitt, dessen anatomische Zusammensetzung von jener des Rumpfes, aus einem Theile dessen er doch hervorgegangen ist, so sehr abweicht. Man denke z. B. nur an das Verschwinden der Halsrippen, Gebilde, welche nur Bedeutung haben, so lange die topographischen metameren Beziehungen, unter deren Einfluss sie einst entstanden waren, bestehen bleiben. Aber wie können sich Halsrippen ausbilden, wenn mit der abgeänderten Differenzirung der Myotome die Septa intermuscularia, worin sie zur Ausbildung gelangen, verschwinden! Nur so lange metameres Muskelmaterial der Extremitätenmyotome in primitiver Weise angeordnet bleibt wie am Rumpfe, nur so lange haben Halsrippen eine funktionelle Bedeutung. Sie verlieren diese Bedeutung, sobald das ganze Myotom in die Extremitätensprosse hineinwächst.

In Übereinstimmung mit diesen segmental-myologischen Befunden steht eine vergleichend-embryologische. Selbst wenn die Ontogenie uns noch nichts über die Herkunft der Extremitätenmuskulatur gelehrt hat, so würde es schon angesichts der Thatsache, dass das ganze Myotom in die Extremitätenmuskulatur übergeht, unstatthaft sein, zu sagen, dass beim Menschen die Muskulatur der Gliedmaße aus Sprossen der Myotome entsteht. Eine Sprosse stellt ein aus einer Matrix hervorgegangenes Gebilde dar, welches seinen eigenen selbständigen von dem der Mutter verschiedenen Entwicklungsgang durchläuft, und wobei die Mutter ihre Individualität beibehält, in casu ihre eigene Differenzirung durchmacht. Ein derartiges Verhalten trifft für die menschliche Extremität nicht mehr zu. Alles Material wird in die Muskulatur derselben aufgenommen. Die Theile, die bei den Selachiern nur als accessorische Auswüchse des Myotoms auftreten, als wahre Sprossen, haben beim Menschen das ganze Myotom in Anspruch genommen, den Differenzirungsmodus in einseitiger Richtung geführt. Auf Grund unserer segmental-anatomischen Befunde kommen wir desshalb zur Konklusion: Die Extremitätenmuskulatur entsteht bei den Selachiern durch Sprossenbildung aus den Myotomen, beim Menschen nicht.

Vergleichend-embryologische Beobachtungen hatten diesen Unterschied schon zu Tage gefördert. Für die Selachier verweise ich nur auf die Arbeiten von Balfour, Dohrn und Mollier. Erstgenannter Autor macht die älteste Mittheilung über die Entstehung der Extremitätenmuskulatur bei Selachiern in seiner bekannten Monographie (1): »Small portions of several muscle-plates

come to be situated in the limbs and are very soon segmented of from the remainder of the muscle-plates.« Dohrn bestätigt nicht nur diese Angabe, sondern vervollkommnet unsere Kenntnis durch den Nachweis, dass jedes Myotom zwei gesonderte, einander parallel verlaufende Sprossen in die Extremitätenanlage aussendet. Dieser Befund von Dohrn bei Pristiurus und Scyllium ist von Mollier (29) bestätigt für Pristiurus und wiedergefunden bei Mustelus, eben so mit unwesentlichen Variationen bei Torpedo. Es ist also von embryologischer Seite nachgewiesen, dass die Extremitätenmuskulatur der Selachier aus wohl unterscheidbaren Myotomknospen entsteht. Das trifft für den Menschen nicht zu. Hören wir nur, was Kollmann darüber in seiner Beschreibung der Entstehung der Extremitätenmuskulatur bei menschlichen Embryonen berichtet: »Von den Myotomen aus dringen in die Extremitätenleiste Zellen ein. Es geschieht dies aber nicht in derselben Weise wie bei den Selachiern; im Princip nur herrscht Übereinstimmung, in der Form aber Verschiedenheit, es sind keine Knospen, die sich wie dort von den Myotomen ablösen, und die als abgeschlossene knopfartige Massen sich einige Zeit beobachten lassen, sondern es wandern Zellen aus in der Weise, dass sich die untere Urwirbelkante allmählich auflockert.« Von einer Knospenbildung ist desshalb beim Menschen keine Rede. Darf nun diese ontogenetisch nachgewiesene variirende Entstehungsweise der Extremitätenmuskulatur bei den niederen und höheren Vertebraten nicht in Zusammenhang stehen mit der Thatsache, dass, wo es bei den niederen Formen sich um einen accessorischen Auswuchs der Myotome handelt, es beim Menschen um eine ganze Auflösung des Myotoms in der Extremitätenmuskulatur zu thun ist.

Metamerie und Muskelvariation.

Es ist nicht meine Absicht, in den folgenden Zeilen die Muskelvariationen, welche an der oberen Extremität des Menschen bekannt geworden sind, vom allgemein anatomischen Standpunkt kritisch zu betrachten. Nur wünsche ich eine Koincidenz zwischen dem Auftreten gewisser Variationen und der Metamerie jener Muskeln, wozu diese Variationen gehören, Aufmerksamkeit zu schenken. Ich betrachte hier nur eine gewisse Art von Anomalien. Damit ist schon gesagt, dass ich nicht alle möglichen Variationen, welche auftreten können, als durchaus äquivalente Erscheinungen auffasse. Die früheren

Forscher, welche sich fleißig bemühten, Muskelanomalien zu sammeln, überlieferten dieselben gewöhnlich der Öffentlichkeit ohne Kommentar über ihre etwaige in den Rahmen der phylogenetischen Entwicklung passende Bedeutung. Die sich bahnbrechende Descendenztheorie warf neues Licht auch auf diese morphologischen Erscheinungen und führte dieselben als atavistische Phänomene zu hohem Ansehen. Diese Deutung, welche besonders von der französischen Schule betont worden ist und welche den gelehrten Anatomen von Lyon zur Bearbeitung seiner »les Anomalies musculaires chez l'homme« veranlasste, findet in der letzten Zeit Widerspruch. Dieselbe kommt z. B. scharf zum Ausdruck in der jüngsten Arbeit von Kohlbrügge (23) und in seiner kurzen Publikation »der Atavismus« (24). Der Standpunkt beider Anatomen ist einander diametral gegenübergestellt. Während Testut (43) und mit ihm mehrere französische Autoren, z. B. Ledouble (26), jede Muskelanomalie als atavistische Erscheinung auffassen und für jede einen aus der vergleichenden Myologie normal vorkommenden Muskel als Pendant aufzuweisen versuchen, spricht Kohlbrügge jeder Anomalie eine atavistische Bedeutung ab. Diese Auffassung Kohlbrügge's umfasst aber nicht allein die Muskelvariationen. Die Schlussfolgerung, wozu der Autor in seiner an zweiter Stelle genannten Publikation kommt, ist, dass es überhaupt keinen Atavismus giebt. Was man als solchen andeutet, sind »neutrale Variationen«. Wir lassen in ihrer Allgemeinheit diese Auffassung, eben so wie den Begriff »neutrale Variation« für Rechnung des Autors und begnügen uns hier mit der Andeutung unserer Auffassung hinsichtlich der Muskelanomalien. Unserer Meinung nach darf man nicht alle Muskelanomalien als Atavismen auffassen, und die großartige Arbeit von Testut war gerade im Stande, aus mir einen Gegner der Ansicht zu machen, welche darin verfochten ist. Es hat doch an sich wenig Zwingendes, wenn man zur Erklärung einer Anomalie beim Menschen als Atavismus Elemente aus der Myologie eines Hippopotamus oder eines Bären heranzieht. Atavismen können doch nicht anders als zurückweisen auf Normaleinrichtungen in der gerade genealogisch-ascendirenden, phylogenetisch-descendirenden Linie. Und ob wir in dieser Linie Carnivoren von der Differenzirung eines Bären oder überhaupt bunodonten Artiodactylen begegnen, darf mit Recht bezweifelt werden. Um menschliche Muskelanomalien als Atavismen zu deuten, meine ich, dass es uns vorläufig nicht außer den Grenzen der Affen und Halbaffen zu suchen gestattet ist, und erst, wenn die vergleichende

Anatomie die Verwandtschaft dieser Formen zu den Marsupialiern näher zu Tage gefördert hat, darf sich das Forschungsterrain eben so über diese Gruppe ausdehnen. Schon jetzt aber an den collateral verwandten Placentalierordnungen Beweise für die atavistische Natur einer menschlichen Muskelanomalie zu entlehnen, scheint mir nicht gestattet zu sein.

Und werden sich einst, wenn wir unsere Kenntnis des Muskelsystems so weit ausgedehnt haben, dass wir zur Aufstellung eines phylogenetischen Stammbaumes dieses Systems beim Menschen und seiner nächsten Verwandten im Stande sind, alle Muskelvariationen als Atavismen erweisen? Wir haben das Recht, daran zu zweifeln, da wir in der Weise, wie in der Extremität die gesonderten Muskelindividuen entstehen, einen Brunn für die Entstehung einer gewissen Art von Anomalien erblicken dürfen.

Die Entstehung der speciellen Muskelindividuen der Extremität findet durch Sonderung aus einer einheitlichen Masse statt, die sich dorsal resp. ventral vom axialen Blastem findet und die beiden Flächen dieser mesenchymatischen Masse bis zum distalen Rande überdeckt. Die Muskelindividuen entstehen also durch eine interne Differenzirung, sie grenzen sich gegen einander mittels einer in der indifferenten Masse auftretenden Spaltbildung ab. Diese Entstehungsweise ist jener gegenübergestellt, welche man vielleicht bei den niedrigsten Extremitäten tragenden Wirbelthieren findet, bei denen die Muskeln durch Sprossen entstehen, welche von den Myotomen aus in die Extremitätenanlage einwachsen. Hier giebt es eine äußere Entstehungsweise mittels Sprossbildung.

Die Spaltbildung in der undifferenzirten Masse, welche wohl eng mit der sich ansetzenden Differenzirung des Skelettes verknüpft sein wird, giebt einen Grund zur Entstehung derjenigen Art von Muskelanomalien ab, welche man im Allgemeinen als Muskelbrücke bezeichnen kann, schwächer oder stärker entwickelte Muskelbündel, welche mehr oder weniger quer von einem Muskel zum anderen ziehen. Es ist doch sehr leicht zu verstehen, dass bei dem Auftreten dieser Spalten Muskelfäserchen mit ihrem proximalen Ende in Verbindung bleiben mit einer Masse, woraus ein anderer Muskel hervorgehen wird als aus jener, mit welcher ihr distales Ende verknüpft bleibt. Die ansehnliche Zahl der Muskeln setzt eine reiche Spaltbildung voraus, und dieselbe wird in einem Stadium auftreten, worin der Gesammtmasse nur noch ein geringes Volumen zukommt.

Verknüpfen wir diese Ansicht mit den Ergebnissen unserer

Befunde, dass in der Muskelmasse die metamere Anordnung beibehalten bleibt, dass sich also in derselben die verschiedenen Myotomstreifen regelmäßig neben einander angeordnet befinden, dann sind wir dadurch zu dem Schluss gezwungen, dass sich schließlich derartige Muskelbrücken nur zwischen zwei Muskeln finden können, welche entweder isomer sind oder aus Myotomen hervorgingen, welche direkt auf einander folgen. Auf Grund der primitiven Lagerungsverhältnisse der Myotomstreifen kann sich ein derartiges Muskelbrückchen ontogenetisch z. B. zwischen dem fünften und dem neunten Myotomstreifen nicht ausbilden, desshalb sich später nicht zwischen den aus diesen Myotomen hervorgegangenen Muskeln finden.

Das zwischenliegende axiale Blastem verhindert weiter ein Zustandekommen von muskulösen Verbindungen zwischen der ventralen und dorsalen Myotommasse; dieselben sind ab initio von einander getrennt, aber nicht ganz. Um den ulnaren — ontogenetisch caudalen — und um den radialen — ontogenetisch rostralen — Rand herum geht dorsale und ventrale Masse kontinuirlich in einander über. Dadurch wird die Gelegenheit geboten, dass sich derartige Muskelbrückchen zwischen jenen dorsalen und ventralen Muskeln ausbilden, welche aus dem ulnaren und radialen Randmyotom hervorgegangen sind.

Ich habe an der Hand des Werkes von Testut und der Muskelvariationen, welche durch Henle in seiner Muskellehre erwähnt sind, diese Anschauungen auf ihre Richtigkeit geprüft und habe dabei nichts gefunden, was mit ihnen in Widerspruch steht, Manches, was mit ihnen in Übereinstimmung ist. Unterwirft man die von beiden Autoren mitgetheilten Muskelvariationen, welche Verbindungsbrücken zwischen zwei Muskeln darstellen, einer Betrachtung, dann sieht man, dass derartige Brücken immer zwischen isomeren Muskeln ausgespannt sind oder zwischen solchen, welche aus einander unmittelbar benachbarten Myotomen herstammen. — Um diese Abhandlung nicht allzusehr auszudehnen, werde ich mich auf die ventrale Muskulatur des Oberarms beschränken.

Der M. biceps brachii kann mittels Muskelbrücken in Verbindung mit folgenden Muskeln stehen: Coraco-brachialis, Brachialis internus, Pronator teres, Brachio-radialis, Flexor carpi radialis.

Der Biceps brachii bildet sich aus dem fünften und sechsten Myotom, eben so der Brachialis internus, während der Pronator teres und der Flexor carpi radialis nur das sechste Myotom mit dem Biceps gemein haben; wenigstens bei meinem für die vorliegende Unter-

suchung verwendeten Individuum. Bei anderen Individuen habe ich eine Mitbetheiligung des fünften Myotoms an diesem Muskel gefunden, wie es auch von HERRINGHAM erwähnt ist. Muskelbrücken zwischen dem Biceps und dem Brachio-radialis sind Zeugnisse dafür, dass derartige Erscheinungen zwischen dorsalen und ventralen Muskeln auftreten können unter der Bedingung, dass dieselben sich aus den Randmyotomen bilden. Eben so wie der Biceps brachii, ist der Brachio-radialis aus dem fünften und sechsten Myotom hervorgegangen, beide haben also das fünfte Myotom — das radiale Randmyotom — gemein; in demselben muss die Bildungsmasse beider Muskeln einst an einander gestoßen haben.

Die Isomerie zwischen Biceps brachii und Brachialis internus giebt Anlass zur Frage, ob nicht vielleicht der bekanntlich oftmals auftretende dritte Kopf für den Biceps seine Entstehung einer unvollständigen Spaltung zwischen dem Bildungsmaterial für den Brachialis internus und jenem des Biceps brachii verdankt. Von beiden Muskeln war das Bildungsmaterial ursprünglich über einander gelagert, jenes des Brachialis internus nahm die tiefere Lage ein. Der Ursprung dieses Kopfes schließt sich gewöhnlich an die obere Ursprungsgrenze des Brachialis internus an. Aber es ist nach TESTUT nicht selten, dass er sich thatsächlich von der Oberfläche des Brachialis internus loslöst. In letzterem Falle ist er in Wirklichkeit also eine stark entwickelte Muskelbrücke zwischen beiden Muskeln, und es ist gar nicht schwer sich vorzustellen, dass eine solche Brücke, wenn sie eine geeignete Richtung erlangt, d. h. sehr distal sich mit dem Biceps verbindet, bei der Flexion des Vorderarms stärker in Anspruch genommen, sich mehr zu individualisiren vermag, ihre Abgrenzung gegen den Brachialis internus eine mehr komplete wird und sie schließlich als selbständiger dritter Kopf des Biceps erscheint.

Bemerkenswerth ist es, dass, wo der Biceps mit seinem radial liegenden, aus der dorsalen Masse stammenden Nachbar muskulöse Verbindungen aufweist (Brachio-radialis), dass man derartige Konjunktionen zwischen diesem Muskel und seinem medial gelagerten, aus der dorsalen Masse herkömmlichen Nachbar (dem Anconaeus longus und internus) niemals antrifft, wenigstens weder HENLE noch TESTUT berichten davon. Das wird begreiflich, wenn man ins Auge fasst, dass der Biceps ventral aus dem fünften und sechsten, der Anconaeus longus und internus dorsal aus dem siebenten und achten entstanden sind. Die Bildungsmasse dieser beiden Muskeln war niemals mit

jener des Biceps brachii in direktem Zusammenhang. Von einer unvollständigen Spaltbildung zwischen ihnen konnte also nicht die Rede sein.

Für den M. coraco-brachialis finde ich in Henle nur eine Verbindungsbrücke erwähnt, nämlich mit dem Brachialis internus. Beide Muskeln haben das sechste Myotom gemein.

Die Muskelverbindungen zwischen dem M. brachialis internus und benachbarten Muskeln sind im Allgemeinen jenen analog, welche bei dem M. biceps verzeichnet sind. Ich finde bei Henle Verbindungen mit dem Pronator teres, Brachio-radialis, Biceps brachii erwähnt. Dass zwischen Brachialis internus und Biceps brachii eine derartige Übereinstimmung zwischen ihren abnormen Verbindungen vorhanden ist, steht wohl in Einklang mit der Thatsache, dass es isomere Muskeln sind.

Ich lasse es bei dieser kurzen Beleuchtung der auftretenden Muskelbrücken vom metamerologischen Standpunkt. Mein Zweck war dabei nur, das Auftreten dieser Art Variationen begreiflich zu machen unter Verwerfung der aprioristischen Auffassung, dass alle möglichen Muskelanomalien einen atavistischen Charakter tragen. Welche Muskelanomalien sich einst als Atavismen erweisen werden, darüber kann man sich meines Erachtens schon jetzt nur schwierig eine Vorstellung bilden. Unsere Kenntnis der Primatenmyologie weist in mehreren Regionen noch so viele Lücken auf, besteht noch so sehr aus Einzelangaben, welche sich oft widersprechen oder nicht ganz decken, dass wir noch nicht im Stande sind, die phylogenetischen Abänderungen der einzelnen Muskelgruppen systematisch zu verfolgen. Die Arbeiten von Ruge über die Gesichts- und über die Unterschenkelmuskulatur bilden wohl eine sehr günstige Ausnahme und zeigen zugleich, wie lohnend das Bearbeiten dieser Materie ist. — Übrigens kennen wir aber noch zu wenig die Vorgeschichte, die phylogenetische Werdungsgeschichte der menschlichen Muskulatur, um jetzt schon über die Anomalien derselben als Rückschläge mit Sicherheit urtheilen zu können.

(Fortsetzung folgt.)

Litteraturverzeichnis.

1) P. M. Balfour, A Monograph in the Development of Elasmobr. Fishes. London 1878.
2) Louis Bolk, Rekonstruktion der Segmentirung der Gliedmaßenmuskulatur. Morph. Jahrbuch. Bd. XXII.
3) —— Die Sklerozonie des Humerus. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIII.
4) —— Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes etc. I. Morph. Jahrbuch. Bd. XXV.
5) Bourgery, Traité complet de l'anatomie de l'homme.
6) E. R. Boyer, The Mesoderm in Teleosts: especially its share in the Formation of the Pectoral Fin. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXIII. No. 2. 1892.
7) H. K. Corning, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrbuch. Bd. XXII.
8) A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884.
9) M. Duval, Atlas d'Embryologie. Paris 1889.
10) L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 5. Aufl. 1896.
11) C. Emery, Über die Beziehungen des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. Zoolog. Anzeiger. Bd. X. 1887.
12) —— Über die Beziehungen des Crossopterygiums zu anderen Formen der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Anatom. Anzeiger. Bd. XIII. pag. 137.
13) H. H. Field, Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlage bei den Amphibien. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894.
14) A. Fischel, Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugethiere. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIII.
15) C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. 1890.
16) Goodsir, On the morphological Constitution of Limbs. Edinb. New Philosoph. Journal. Vol. V. N. S. 1857.
17) E. Göppert, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Habilitationsschrift. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIII.
18) E. Haeckel, Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.
19) W. P. Herringham, The minute Anatomy of the brachial Plexus. Proc. Royal Soc. London. Vol. XLI. 1886.
20) S. Kaestner, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1892.
21) H. Klaatsch, Die Brustflosse der Crossopterygier. Festschrift für Gegenbaur. Bd. I. Leipzig 1896.
22) J. H. F. Kohlbrügge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Herausgegeben von Prof. Max Weber. II. Heft. Leiden 1891.

23) J. H. F. Kohlbrügge, Muskeln und periphere Nerven der Primaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Verhandelingen der Kon. Acad. van Wetensch. te Amsterdam. 2. Sectie. Deel V. No. 6.
24) —— Der Atavismus. Utrecht 1897.
25) J. Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen vom 13. bis 35. Urwirbel. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1891.
26) A. Ledouble, Dix muscles nouveaux dans l'espèce humaine. Bibliographie anatomique. Tome IV. No. 3.
27) F. Maurer, Die ventralen Rumpfmuskeln der anuren Amphibien. Morph. Jahrbuch. Bd. XXII.
28) Fr. Merkel, Handbuch der topographischen Anatomie. Braunschweig.
29) S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatom. Hefte. Heft VIII. 1893.
30) —— Zur Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Vorläufige Mitth. Anatom. Anzeiger. Bd. XII. Nr. 8.
31) J. Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Bachforelle. Bericht naturwiss. Vereins. Innsbruck 1879. pag. 141.
32) E. M. Paterson, Morphology of the sacral Plexus in man. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXI.
33) —— The limb Plexuses of Mammals. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXI.
34) —— On the Fate of the muscle-plate and the Development of the spinal Nerves and Limb-Plexuses in Birds and Mammals. Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. XXVIII. 1888.
35) H. B. Pollard, On the Anatomy and phylogenetical Position of Polypterus. Zool. Jahrb. Abtheilung für Anatomie. Bd. V. 1891.
36) C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.
37) A. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. Bd. II. Leipzig 1898.
38) Ph. C. Sappey, Traité d'anatomie descriptive. 4me Edition. Paris 1889.
39) O. Seydel, Über die Zwischensehnen und metameren Aufbau des M. obliquus thoraco-abdominalis externus der Säugethiere. Morph. Jahrbuch. Bd. XVIII.
40) C. S. Sherrington, Experiments in Examination of the Peripheral Distribution of the Fibres of the Posterior Roots of some Spinal Nerves. Phil. Transact. Royal Soc. London. Vol. CLXXXIV.
41) M. A. Starr, Local Anaesthesia as a Guide to be Diagnosis of Lesions of the Lower Spinal Cord. Intern. Inl. of Med. Sci. July 1892.
42) J. Swan, Demonstration of the Nerves. London 1834.
43) L. Testut, Les Anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée. Paris 1884.
44) L. Türck, Über die Hautsensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarksnervenpaare, mitgetheilt von Prof. Dr. Wedl. Denkschr. von der Wiener Akademie. 1869.
45) G. Valentin, Hirn- und Nervenlehre. Leipzig 1841.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Die Segmente der oberen Extremität 91
A. Metamerologische Thatsachen 93
Das fünfte Segment 93
a. Das Myotom 93
b. Das Dermatom 97
Das sechste Segment 101
a. Das Myotom 101
b. Das Dermatom 104
Das siebente Segment 108
a. Das Myotom 108
b. Das Dermatom 113
Das achte Segment 117
a. Das Myotom 117
b. Das Dermatom 119
Das neunte Segment 122
a. Das Myotom 123
b. Das Dermatom 123
Tabelle Nr. I. Die aus den verschiedenen Myotomen hervorgegangenen Muskeln 127
Tabelle Nr. II A. Die metamere Herkunft der ventralen Extremitätenmuskeln 129
Tabelle Nr. II B. Die metamere Herkunft der dorsalen Extremitätenmuskeln 129
Tabelle Nr. III. Theilnahme der sensibelen Spinalnervenfasern an der Zusammensetzung von peripheren Nervenstämmen und Ästen 130
B. Kritik und Reflexionen 130
Allgemeine Lagerungsbeziehungen der Dermatome 131
Zur Ätiologie des Dermatomensystems 139
Beziehung zwischen der Gliederung der Extremität und der Anatomie des Hautnervensystems 150
Die Verästelungsweise der Spinalnerven in der Haut der Extremität 152
Die Metamerie der Extremitätenmuskulatur, ihre Bedeutung und allgemeinen Charaktere 156
Die Metamerie der Scalenusgruppe 165
Die Metamerie der trunco-zonalen, trunco-stelepodialen und der zonostelepodialen Muskulatur 170
Lagerungsbeziehungen der Myotome in der freien Extremität 177
Beziehungen zwischen Metamerie und Funktion 188
Die Bedeutung der Längsrichtung in dem Verlauf der Myotomstreifen in der Extremität 193
Vergleichende Betrachtung des Dermatomen- und Myotomensystems . 196
Das Verhalten der Extremitätenmyotome beim Menschen und bei Selachiern 200
Metamerie und Muskelvariation 203
Litteraturverzeichnis 209

Über die Arterien des Darmkanals der Saurier.

Von

F. Hochstetter
in Innsbruck.

Mit Tafel V—VII und 13 Figuren im Text.

Über die Arterien der Verdauungswerkzeuge der Saurier hat Rathke im Jahre 1863 eine ausführliche und ziemlich umfangreiche Abhandlung (10) veröffentlicht, die er mit folgendem Satze einleitet: »Die Arterien, welche sich bei den Sauriern zu den Werkzeugen der Verdauung begeben, bieten bei den verschiedenen Arten dieser Thiere, in Hinsicht der Zahl, des Ursprunges, des Verlaufes und der Verbreitung so viele und so große Verschiedenheiten dar, wie wohl in keiner Ordnung der Wirbelthiere.« Und in der That erhält man bei der Untersuchung der Darmarterien der Saurier eine solche reiche Ausbeute an verschiedenen und zugleich höchst merkwürdigen Ursprungs- und Verlaufsverhältnissen dieser Gefäße, wie bei keiner anderen Gruppe von Wirbelthieren. Rathke hat nun in seiner Eingangs angeführten Abhandlung die Resultate seiner Untersuchungen in ausführlicher Weise geschildert und ist seine Darstellung, da sie sich auf eine große Reihe von Saurierformen bezieht, so weit sie die gröberen Verhältnisse betrifft, eine fast erschöpfende zu nennen. Jedenfalls hat Rathke beinahe alle bei Sauriern vorkommenden Ursprungs- und Verlaufsverhältnisse der Darmarterien gesehen und in großen Zügen beschrieben. Merkwürdigerweise ist aber Rathke's Arbeit nahezu vollständig in Vergessenheit gerathen. Von den neueren Autoren erwähnt sie, so weit ich sehen konnte, nur C. K. Hoffmann (6)[1], und auch dieser Autor hat es nicht unternommen, uns aus den

[1] pag. 1013 im Nachtrag zum Blutgefäßsystem.

Angaben Rathke's über die verschiedenen bei den Sauriern vorkommenden, höchst merkwürdigen Ursprungs- und Verlaufsverhältnisse der Darmarterien eine Übersicht zu geben; wohl hauptsächlich desshalb, weil die Darstellung Rathke's nicht gerade übersichtlich genannt werden kann, und seine Arbeit erläuternder Abbildungen völlig entbehrt.

Noch merkwürdiger aber ist es, dass kein Untersucher nach Rathke den höchst auffallenden Verlaufsverhältnissen der Darmarterien der Saurier seine Aufmerksamkeit zugewendet hat. So lieferte uns Mackay (9) zwar eine vollkommen korrekte und mit zutreffenden Abbildungen versehene Schilderung des Arteriensystems und somit auch der Darmarterien von Chamaeleo vulgaris, hat jedoch der eigenthümlichen Ursprungs- und Verlaufsweise dieser Arterien weiter keine Aufmerksamkeit gewidmet und auch keinerlei Versuch gemacht, ihr Zustandekommen zu erklären. Und der letzte Autor, der die Darmarterien der Saurier in den Kreis seiner Betrachtungen zog, Klaatsch (8), hat, abgesehen davon, dass eine Litteratur über den Gegenstand für ihn nicht existirte, eine so geringe Zahl verschiedener Formen untersucht, dass er die bei der Mehrzahl von Sauriern vorkommenden höchst merkwürdigen Verhältnisse der Darmarterien übersehen konnte. Jedenfalls war Klaatsch nicht berechtigt, auf Grund eines so geringen Untersuchungsmaterials, wie er es vor sich hatte (im Ganzen drei Formen), zu sagen: »Die Blutbahnen des Darmes sind bereits im Urzustand der Reptilien derartig typisch geworden, dass nur geringe Veränderungen innerhalb dieser Thiergruppe zu verzeichnen sind. Andeutungen primitiverer Zustände der Arterien begegnen wir bei Platydactylus. Coeliaca und Mesenterica, ursprünglich weit von einander entfernt (Hatteria), nähern sich einander (Chelonier) und liefern einen einheitlichen Stamm (Saurier).« Es wird sich denn auch aus den folgenden Auseinandersetzungen ergeben, dass diese von Klaatsch aufgestellten Sätze thatsächlich unhaltbar sind.

Nachdem also, wie bereits erwähnt, ausführliche Angaben über den zu behandelnden Gegenstand von Rathke vorliegen, so würde es wohl genügen, wenn ich auf die Befunde dieses Forschers hinweisen und das, was mir an neuen Thatsachen aufzufinden vergönnt war, anführen würde. Bei der Betrachtung des so merkwürdigen Verhaltens der Darmarterien vieler Saurier drängt sich mir jedoch ganz unwillkürlich die Frage nach einer Ableitung dieser von ursprünglicheren, einfacheren auf, und ferner die Frage nach der Art

und Weise ihrer Entstehung. Über diese Fragen vermochte jedoch Rathke nichts anzugeben, ja dieser Forscher musste vielmehr erklären, dass ihm die Entstehung der bei den meisten Sauriern vorkommenden Verhältnisse vollkommen räthselhaft geblieben sei. Er sagt (l. c. pag. 182): »Den merkwürdigsten Verhältnissen in der Anordnung des arteriellen Systems der Wirbelthiere sind die Versetzungen und Kreutzungen beizuzählen, welche bei vielen oder vielleicht den meisten Ringelechsen und Schuppenechsen die größeren Arterien ihrer Verdauungswerkzeuge bemerken lassen.« (Und weiter unten:) »Für jetzt sind dieselben noch ganz räthselhafte Erscheinungen, zu deren Verständnis und Erklärung sich wohl schwerlich in den Beobachtungen, die bis dahin über den Körperbau der Ringel- und Schuppenechsen gemacht worden sind, irgend welche Anhaltspunkte finden lassen dürften.«

Nun ist es aber meine Absicht, in der vorliegenden Arbeit den Versuch zu machen, die Art und Weise klarzustellen, wie sich die verschiedenen verwickelten Verhältnisse der Darmarterien, denen wir bei zahlreichen Sauriern begegnen, aus einfacheren, bei manchen Sauriern noch erhaltenen Zuständen ableiten, und dazu scheint es mir unerlässlich, alle mir bekannt gewordenen Thatsachen anzuführen. Wenn ich dabei dasjenige, was ich selbst gefunden habe, in den Vordergrund stellen werde, so geschieht dies, weil ich bei dem Bestreben, eine Erklärung der Verhältnisse zu liefern, auf manche Details geachtet habe, die mir wichtig erschienen und auf die Rathke weniger Rücksicht genommen hat. Ich werde daher auch Rathke's Angaben nicht Eingangs anführen, sondern um ermüdende Wiederholungen zu vermeiden, an entsprechenden Stellen meiner Beschreibung einfügen.

Die vorliegende Arbeit behandelt nur die Arterien des Magens, Mittel- und Enddarmes der eigentlichen Saurier. Die Verhältnisse, die diese Arterien bei den Crocodiliern darbieten, habe ich aus zwei Gründen nicht in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen. Erstlich weil Rathke (10, 11) eine vollkommen zutreffende, detaillirte Beschreibung der Darmarterien dieser Thiere liefert, die ich nach dem, was ich an Alligator lucius gesehen habe, nur hätte wiederholen können. Zweitens aber, weil ich vorläufig wenigstens nicht in der Lage bin, für eine bestimmte Eigenthümlichkeit im Verhalten dieser Arterien bei den Crocodilen eine sichere Erklärung zu liefern. Thatsächlich zeigen nämlich die Crocodilier auch ein höchst merkwürdiges und auffallendes Verhalten ihrer Darmarterien, indem ihre

A. coeliaca einen Ast, die A. splenico intestinalis (Rathke) abgiebt, der in die Milz eindringt, diese unter Abgabe von Zweigen durchsetzt (was nach Rathke schon Cuvier bekannt war) und hierauf als A. coecalis weitergeht. Dabei kreuzt diese Arterie dort, wo sie wieder aus der Milz hervorkommt, die den mittleren Abschnitt des Mitteldarmes versorgende, aus dem Aortenstamme entspringende A. mesenterica an deren linker Seite und gelangt hierauf mit ihren Zweigen an den Enddarm und ein verhältnismäßig langes, anschließendes Stück des Mitteldarmes.

Ich werde im Nachfolgenden über die an 94 Saurierarten gewonnenen Befunde berichten. Von diesen 94 Arten habe ich selbst 61 untersucht, während über 52 Arten bereits von Rathke gelieferte größtentheils verwerthbare Angaben vorlagen[1]. 19 von den von mir untersuchten Arten waren somit früher schon von Rathke untersucht worden und wie sich aus dem Folgenden ergeben wird stimmen rücksichtlich dieser Arten meine Befunde mit denen Rathke's größtentheils recht gut überein. Bei der Besprechung der Befunde werde ich mich an die einzelnen von den Systematikern aufgestellten Saurierfamilien halten, trotzdem die einzelnen in solchen Familien vereinigten Arten, was die Anordnung ihrer Darmarterien anbelangt, durchaus nicht immer übereinstimmen. So sieht man bei den verschiedenen Arten mancher Saurierfamilien, wie beispielsweise bei den Agamiden und Iguaniden, oft eine ganze Reihe verschiedener Formen des Ursprunges und der Anordnung der Darmarterien und nur bei wenigen Familien herrscht, wie z. B. bei den Chamaeleoniden und Lacertiliern, eine größere Übereinstimmung der einzelnen Arten in der angedeuteten Richtung vor. Aber auch verschiedene Individuen einer und derselben Art zeigen oft recht beträchtliche Variationen, was den Ursprung ihrer Darmarterien anbelangt, ein Umstand, auf den schon Rathke (l. c. pag. 138—139 und pag. 150—151) hingewiesen hat, so dass man nur, wenn man mehrere Exemplare einer Form zu untersuchen Gelegenheit hatte, mit ziemlicher Sicherheit anzugeben in der Lage ist, welches Verhalten der Darmarterien als das typische für eine bestimmte Art betrachtet werden kann. Bedeutungsvoll ist es jedenfalls, dass einzelne der beobachteten Varietäten Formverhältnisse wiederholen, die sich bei näher oder entfernter verwandten Arten nachweisen ließen und die Untersuchung

[1] Ich habe am Schlusse dieser Arbeit ein übersichtliches Verzeichnis sämmtlicher untersuchten Formen angefügt.

manches variablen Vorkommens leitet uns auf eine Erklärung der als typisch angenommenen Verhältnisse hin.

Da ich in der Lage sein werde den Nachweis zu liefern, dass sich die bei den Sauriern vorkommenden Verhältnisse der Darmarterien, so verwickelt sie auch erscheinen mögen, höchst wahrscheinlich auf jene Form zurückführen lassen, in welcher wir sie einerseits bei Hatteria, andererseits bei Lacerta vorfinden, so werde ich zunächst mit der Schilderung der Verhältnisse dieser beiden Saurierformen beginnen. Dabei werde ich von Hatteria ausgehen, weil bei dieser Form entschieden die ursprünglichsten Verhältnisse vorliegen und weil sich, wie ich zeigen werde, die Verhältnisse bei Lacerta von denen bei Hatteria in einfacher Weise ableiten lassen.

Hatteria punctata (Fig. 1 Taf. V).

Über die Arterien des Darmkanals dieser Form hat Klaatsch (8) eine kurze, durch eine sehr primitive Abbildung (l. c. Taf. XII Fig. 7) illustrirte Beschreibung geliefert, die in einigen wichtigen Punkten mit den von mir an drei gut injicirten Exemplaren gewonnenen Befunden nicht übereinstimmt und zwei an die uns interessirenden Darmabschnitte herantretende Arterien gar nicht berücksichtigt. Ich finde bei Hatteria im Ganzen vier selbständig aus der Aorta entspringende, Magen, Mittel- und Enddarm versorgende Arterien. Als cranialste von diesen entspringt nahe der Cardia noch im Gebiete des Ösophagus eine kleine Arterie, ich nenne sie A. gastrica, die, außer kleinen Zweigchen an die Speiseröhre, Äste abgiebt, die den Cardiatheil des Magens versorgen. Die zweite Arterie ist die A. coeliaca, welche, wie schon Klaatsch richtig angiebt, die Aorta in der Höhe des Pylorus verlässt. Sie verläuft im Gekröse in gerader Richtung gegen den Pylorus zu und kreuzt hierbei die Milz, an welche sie drei Ästchen entsendet. In einiger Entfernung von der Milz, während sie dem cranialen Rande des Pankreas entlang verläuft, entsendet die A. coeliaca einen stärkeren Ast zum großen Magenbogen, der sich, an demselben angelangt, in einen auf- und einen absteigenden Ast theilt, welche Äste die angrenzenden Partien der Magenwand versorgen. Ferner entlässt die A. coeliaca in dieser Verlaufsstrecke eine Reihe kleiner Äste, die in das anlagernde Pankreas eindringen. Am Pförtnertheile des Magens angelangt giebt sie noch einen kleinen aufsteigenden Ast an den großen Magenbogen und einen absteigenden Mitteldarmast (A. duode-

nalis superior von Klaatsch) ab, kreuzt hierauf die Pars pylorica des Magens an deren rechter Seite und setzt sich, umbiegend in eine dem kleinen Magenbogen folgende, an ihm bis in die Nähe der Cardia aufsteigende Arterie fort, während an der Umbeugungsstelle eine dem Ductus choledochus folgende A. hepatica abgeht. Wie schon Klaatsch (8) hervorhebt, verdient somit die A. coeliaca mit Rücksicht auf ihr Verbreitungsgebiet den ihr gegebenen Namen. Caudal von dieser Arterie, etwa 2—$2^1/_2$ cm hinter ihr, entspringt die zweite große Darmarterie, die ich A. mesenterica communis nenne, sie versorgt mit ihren Zweigen den größten Theil des Mittel- und Enddarmes und entspricht in dieser Beziehung der A. mesenterica anterior (superior) des Menschen. Über ihre Verzweigungen sagt Klaatsch: »Besonders charakteristisch entwickelt sind der Ramus duodenalis und die A. coecalis. Die A. coecalis tritt in flachem Bogen nach links zum Enddarm, wie bei den Anuren in der Nähe des Darmes eine kleine Rectalis entsendend. Der Ramus duodenalis steigt der Duodenalschlinge parallel empor, mit dem erwähnten Aste der Coeliaca anastomosirend. Ganz dicht neben einander, zunächst einander parallel, gehen drei selbständige Rami mesenterici zu den Mitteldarmschlingen.« Ich sehe die Dinge und zwar an allen drei untersuchten Exemplaren wesentlich anders als sie von Klaatsch abgebildet und beschrieben sind. Die ganz kurze A. mesenterica communis theilt sich zunächst in zwei Stämme, die ich als Mitteldarmarterie und A. coecalis bezeichne. Die A. coecalis bildet einen Stamm, der in Wirklichkeit etwa vier- bis fünfmal so lang ist, als er in meiner Fig. 1 erscheint und gabelt sich in eine dem Enddarm folgende Arterie, die schließlich mit der A. mesenterica posterior in Verbindung tritt und in einen Mitteldarmast, der seinerseits wieder sich mit einem Zweige der Mitteldarmarterie verbindet. In ähnlicher Weise theilt sich auch die Mitteldarmarterie in zwei Zweige. Der eine kürzere von den beiden (er ist allerdings in Wirklichkeit auch etwas länger als er in meiner Figur erscheint) gabelt sich, am Darme angelangt, in einen absteigenden und aufsteigenden Zweig, welch letzterer mit dem Mitteldarmaste der A. coeliaca anastomosirt und dabei unterwegs drei bis vier Zweigchen an den in der Nachbarschaft gelegenen Theil des Pankreas abgiebt. Der längere und zugleich stärkere Ast der Mitteldarmarterie versorgt mit auf- und absteigenden Ästen den restirenden Theil des Mitteldarmes. Als letzten Ast schon aus der Aorta caudalis, knapp hinter der Ausmündung der A. ischiadicae abgehend, noch aber in das

Gekröse des Enddarmes eintretend, finde ich eine A. mesenterica posterior, die rückläufig am Enddarme aufsteigend mit dem Enddarmaste der A. coecalis in Verbindung tritt.

Lacertinidae.

Lacerta viridis (Fig. 2 Taf. V), sowie alle anderen untersuchten Lacertilier, zeichnet sich dadurch aus, dass sie außer einer A. gastrica, die sich, was ihre Vertheilung anbelangt, ähnlich verhält wie die gleichnamige Arterie von Hatteria und außer zwei bis drei A. mesentericae posteriores[1] nur einen großen Gefäßstamm besitzt, der mit seinen Zweigen am Darmkanale sich vertheilt. Rathke, dem diese Thatsache wohlbekannt war, nennt diesen einheitlichen Stamm A. coeliaco mesenterica. Derselbe theilt sich in drei Äste, die ihrem Verbreitungsgebiete nach als Truncus coeliacus, Mitteldarmarterie und A. coecalis zu bezeichnen sind. Der Tr. coeliacus bildet in der Regel einen ganz kurzen Stamm, der sich in zwei Äste gabelt. Der eine Ast steigt, die Milz kreuzend und zwei Zweigchen an sie abgehend, zum großen Magenbogen auf, um sich hier zu vertheilen. Der andere Ast verläuft gegen den Pylorus zu, entlässt zuerst einen Ast für den Mitteldarm, das Pankreas und die Leber (Mitteldarmast des Tr. coeliacus), giebt zwei Zweigchen an den großen Magenbogen ab, zieht dann an der rechten Seite in einiger Entfernung vom Pylorus am Magen vorbei, um sich schließlich, entlang dem kleinen Magenbogen, in Zweigchen aufzulösen (Arterie des kleinen Magenbogens). Dieser Endast des Tr. coeliacus giebt aber noch außerdem eine ganz dünne Arterie ab, die durch das Ligamentum hepato gastricum verlaufend, mit der A. hepatica in Verbindung tritt und auch noch Zweigchen an den benachbarten Theil des Pankreas entlässt. Der Mitteldarmast der A. coeliaca theilt sich in eine A. pancreatico hepatica und den eigentlichen Mitteldarmast, der mit einem aufsteigenden Zweig der Mitteldarmarterie in Verbindung tritt. Die Mitteldarmarterie bildet zwei oder drei Zweige, die dem Darme entlang unter einander und mit den benachbarten Arterien zusammenhängen. Die A. coecalis endlich theilt sich in einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast, welch letzterer vom Enddarme auf den Mitteldarm übergeht und hier mit dem Gebiete der Mitteldarmarterie

[1] Rathke findet bei L. ocellata und L. agilis nur eine caudal von den A. crurales abgehende A. haemorrhoidalis. Howes (7) spricht dagegen pag. 390 bereits von zwei bis drei A. mesentericae posteriores bei Lacerta.

durch den Darm entlang und im Gekröse verlaufende Anastomosen zusammenhängt. Variationen in der Theilungsweise der drei Äste der A. coeliaco-mesenterica habe ich wiederholt beobachtet, doch konnte ich die in Fig. 2 abgebildeten größeren Äste stets herausfinden.

Fig. 1.

Mg Magen, *Tr.c* Truncus coeliacus, *M.A* Mitteldarmarterie, *A.coe* A. coecalis.

Nur eine Varietät will ich hier anführen, weil sie mit Rücksicht auf die später zu schildernde Entwicklung der Verhältnisse bei Lacerta von Interesse ist. Bei einem Exemplare fand ich nämlich außer den gewöhnlichen Ästen der A. coeliaco-mesenterica eine A. gastrica, die, wie dies nebenstehende Abbildung zeigt, zwischen der normalen A. gastrica und der A. coeliaco-mesenterica entspringt und sich zum großen Magenbogen hin begiebt, nachdem sie einen Ast an die Milz abgegeben hat. Dafür fehlt der normalerweise vorhandene Ast für den großen Magenbogen aus dem Tr. coeliacus, und an seiner Stelle fand sich nur ein kleines Zweigchen für die Milz vor.

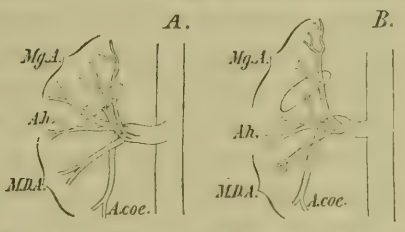
Lacerta ocellata (1 Ex.) zeigt ganz ähnliche Verhältnisse der Darmarterien wie Lacerta viridis, nur erschien die Theilungsstelle des Mitteldarmastes des Tr. coeliacus in die A. pancreatico hepatica und seinen Mitteldarmzweig bis an den Tr. coeliacus heran verschoben. Ferner bildet die A. coeliaco-mesenterica an ihrer Theilungsstelle in ihre drei Äste eine kleine rautenförmige Insel, so zwar, dass die Mitteldarmarterie eigentlich mit je einer Wurzel aus dem Tr. coeliacus und der A. coecalis entspringt. Da Rathke, der diese Form auch untersucht hat, von einer solchen Inselbildung nichts erwähnt, wird es sich wohl in meinem Falle nur um einen zufälligen variablen Befund handeln. Milzarterien fand ich drei an der Zahl, in ähnlicher Weise wie bei L. viridis abgehend, während Rathke pag. 140 angiebt, dass die Milz nur einen Zweig, und zwar direkt aus der A. coeliaco-mesenterica erhalte.

Auch L. agilis besitzt eine A. coeliaco-mesenterica und zeigt dieselben Darmarterienäste wie L. viridis. Ich kann also Rathke nicht ganz beistimmen, wenn er rücksichtlich der Verbreitung und Theilungsweise der A. coeliaco-mesenterica der Lacertilier sagt, dass dieselbe selbst bei einer und derselben Art sehr verschieden sei und dass man daher nur ganz im Allgemeinen Angaben über die Verbreitungsweise ihrer Äste machen könne (l. c. pag. 140).

Auch bei Lacerta muralis (Var. serpa) besteht eine A. coeliaco-

mesenterica wie bei den übrigen Lacertiliern, doch ist dieselbe relativ kürzer als bei den übrigen untersuchten Formen der Familie. Auch dieselben Magendarmäste wie bei den anderen Lacertiliern lassen sich hier unterscheiden, doch erscheinen die Abgangs- und Theilungsverhältnisse dieser Arterien hier in merkwürdiger Weise abgeändert. Die A. coeliaca ist bis zu ihrem Ursprunge aus der A. coeliaca heran in ihre beiden Äste gespalten. Es ist nur eine A. lienalis vorhanden, und diese ist an dem Magenaste, aus welchem sie entspringt, bis an seinen Ursprung herabgerückt, so dass an Stelle von drei Arterienstämmen wie bei L. viridis fünf solcher Stämme gewissermaßen an einem Punkte aus der A. coeliaco-mesenterica entspringen. Dabei sieht es zugleich so aus, wie wenn diese Arterie sich um einen Winkel von 110—120° von links nach rechts um ihre Längsachse gedreht hätte, wodurch sich eine wirtelförmige Abgangsweise ihrer fünf Aste ergiebt, wie dies in nebenstehender Figur dargestellt ist.

Fig. 2.



Mg.A Magenarterien, *A.h* A. hepatica, *M.D.A* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

Dadurch erscheint der Ursprung der A. coecalis (*A.coe*) an den rechten cranialen Abschnitt der Cirkumferenz, die A. lienalis und die Arterie für den großen Magenbogen mit ihrem Ursprung an den linken caudalen Abschnitt der Cirkumferenz der A. coeliaco-mesenterica verschoben, während die Ursprünge der beiden übrigbleibenden Arterien zwischen diesen ihren Platz finden. Das geschilderte Verhalten lässt sich sehr leicht und einfach aus dem bei L. viridis gefundenen ableiten, wenn man sich die betreffenden Äste der Stämme der A. coeliaco-mesenterica bis an deren Wurzel heran von ihnen abgespalten denkt. Dass solche Abspaltungen von Darmarterienästen von ihren Mutterstämmen vorkommen, wird später gezeigt werden und eben so, dass Hand in Hand damit Verschiebungen der Abgangsstellen solcher sich abspaltender Arterienäste vorkommen, die, wenn sie vollzogen sind, den Eindruck erwecken, als wäre der Hauptstamm, von dem die Arterienäste abgehen, selbst gedreht worden, ein Vorgang, der sich, wie ich glaube, bei der Entwicklung der Abgangsverhältnisse der Äste der A. coeliaco-mesenterica bei L. muralis ebenfalls vollzogen hat. Jedenfalls kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir die bei L. muralis gefundenen Verhältnisse im

Vergleich mit denen von L. viridis als sekundär abgeänderte betrachten müssen. Die geschilderten Verhältnisse, die Rathke nicht gekannt zu haben scheint, fand ich bei zwei untersuchten Exemplaren übereinstimmend, bei zwei anderen Exemplaren bestand für die A. lienalis und für die Arterie des großen Magenbogens noch ein ganz kurzer gemeinschaftlicher Stamm (vgl. Textfig. 2 *A*). Bezüglich der A. gastrica und den in der Zweizahl vorhandenen A. mesentericae posteriores verhält sich L. muralis wie die übrigen Lacerten.

Acanthodactylus boskianus verhält sich bis auf Einzelheiten ähnlich wie L. viridis, nur besitzt dieses Thier zwei A. gastricae, die knapp neben einander aus der Aorta entspringen und liegt die Milz der Theilungsstelle der A. coeliaco-mesenterica in ihre drei Äste unmittelbar an.

Sicherlich leiten sich die Verhältnisse der Darmarterien bei den Lacertiliern von denen, wie sie bei Hatteria gefunden wurden, in höchst einfacher Weise ab. Doch hat Klaatsch (8) unrecht, wenn er glaubt, dass sich die A. coeliaco-mesenterica bei Lacerta so entwickelt hat, dass A. coeliaca und A. mesenterica communis während der Phylogenese einander näher gerückt und schließlich mit einander verschmolzen sind. Klaatsch's Annahme eines solchen Vorganges hat ja gewiss sehr viel Bestechendes, insbesondere mit Rücksicht darauf, dass eine ganze Reihe von Thatsachen bekannt sind, die uns zeigen, wie nahe einander entspringende Arterienstämme mit ihren Ursprüngen einander näher rücken und endlich gemeinsame, oft beträchtlich lange Wurzelstämme bilden können. Ich will hier nur, um ein Beispiel aus der Gruppe der Reptilien anzuführen, an die A. subclaviae und A. carotides der Varaniden erinnern. Das bekannteste Beispiel dieser Art sind jedoch die Koncentrationserscheinungen an den Ästen des Aortenbogens bei Säugern, die ihren Höhepunkt bei den Wiederkäuern erreichen. Aber alle diese Vorkommnisse beziehen sich auf Arterien, deren Ursprünge schon von vorn herein einander ziemlich nahe liegen, was ja für die A. coeliaca und A. mesenterica communis von Hatteria durchaus nicht gilt, und lassen sich, wie dies Rathke schon gezeigt hat, durch Wachsthumsverschiebungen auf Grundlage mechanischer Ursachen erklären, wie sie in den angeführten Fällen durch Zug von Seiten des caudalwärts wandernden Herzens gegeben sind. Solche Ursachen dürften jedoch in unserem speciellen Falle kaum nachzuweisen sein. Vor Allem aber sprechen die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen gegen die Richtigkeit der Annahme Klaatsch's.

Über die Darm- und Dottersackarterien der Embryonen von Lacerta ist nur wenig bekannt. Strahl (14) sagt: »Die Gefäßstämme (des Dottersackes) bei Lacerta agilis und vivipara verlaufen nicht eben so wie beim Vogelembryo und nicht wie Rathke dieselben für die Natter abbildet. Die Arterien sind, wenn sie über den Rand der Darmrinne herübertreten, bereits in eine Anzahl Stämme zerfallen (links mehr und größere, rechts weniger und kleinere).« C. K. Hoffmann (6) bestätigt diesen Befund, indem er zugleich angiebt, dass diese Stämme schon getrennt aus der Aorta entspringen und dass im weiteren Verlaufe der Entwicklung sehr bald an ihrer Stelle die links aus der Aorta entspringende mächtige A. omphalo-mesenterica tritt, die sich später in den Stamm der A. coeliaca (soll wohl heißen A. coeliaco-mesenterica) umbildet. Ich kann die Angaben dieser beiden Autoren vollkommen bestätigen. Ich zähle bei Embryonen von L. agilis, die dem Mutterleibe kurz vor dem Ablegen entnommenen Eiern entstammen, in der Regel rechterseits drei schwächere, linkerseits fünf bis sechs verschieden starke, zu beiden Seiten der Darmrinne in die Dottersackwand eintretende, gesondert aus der Aorta entspringende Arterien. Ungleich viel größer ist in der Regel die Zahl dieser Arterien bei den Embryonen von Lacerta viridis. So zählte ich an den Schnittserien durch Embryonen, die ebenfalls aus noch nicht abgelegten Eiern stammten, bei einem Embryo linkerseits zwölf, rechterseits sechs, bei einem zweiten gleich alten rechts sechs, links sieben, bei einem dritten rechts acht, links neun, bei einem vierten links vier, rechts fünf solcher Arterien, die zum Theil symmetrisch, zum Theil alternirend nach rechts und links abgehen. Die geringe Übereinstimmung der hier gegebenen Zahlen wird wohl auf Zweierlei zurückzuführen sein. Erstlich können in den Schnitten nur diejenigen Arterien gefunden werden, deren Lumen weit offen steht, man kann also sehr leicht die eine oder die andere Arterie übersehen, und zweitens dürften rücksichtlich der Zahl der Arterien gewisse Variationen häufig vorkommen. Bei dem ältesten untersuchten Embryo von L. viridis, der aus einem Ei stammte, das durch 10 Tage intensiv von der Sonne bebrütet worden war, fand ich bereits eine einheitliche A. omphalo-mesenterica vor, welche wie bei L. agilis, nachdem sie das Gekröse passirt hat, an der linken Seite des Darmes vorbei zum Dottersack zieht.

Auch bei Anguis fragilis scheinen nach einer Abbildung von Semon ([13], Taf. III Fig. 47) zu schließen, ursprünglich eine größere Zahl von Dottersackarterien vorhanden zu sein, während später, wie

ich an den mir zur Verfügung stehenden Serien durch solche Embryonen sehe, ebenfalls nur eine aus dem Gekröse links am Darme vorbeiziehende A. omphalo-mesenterica vorkommt. Ferner hat Clark, wie ich aus den Angaben von Hoffmann (6) und Strahl (14) ersehe, für die Schildkröte Ähnliches angegeben. Aber auch bei den Schlangen treten ursprünglich zahlreiche Arterien sowohl nach rechts als nach links in die Wandung des Dottersackes über. Bei einem ganz jungen Embryo von Tropidonotus, dessen Allantois kaum 0,5 mm im Durchmesser hatte, zählte ich jederseits acht, aber nicht immer symmetrisch aus der Aorta entspringende Arterien für die Wandung des Dottersackes. Es dürften somit bei allen Reptilien in früher Embryonalperiode zahlreiche Dottersackarterien zur Anlage kommen.

Das Vorhandensein einer größeren Zahl von direkt aus der Aorta entspringenden Arterien, die zu beiden Seiten der Darmrinne bei jungen Saurierembryonen in die Dottersackwand übergehen, scheint mir nun ein direkter Beweis dafür zu sein, dass, wie ja auch schon Howes und Klaatsch annehmen, sich die Zustände, wie sie bei Lacerta und Hatteria (sowie bei allen höheren Wirbelthieren) vorgefunden werden, von Zuständen ableiten, in denen eine größere Zahl von Darmarterien vorhanden war, dass also unter den Vorfahren der jetzt lebenden Saurier (und Reptilien überhaupt) Formen mit zahlreichen Darmarterien vorhanden gewesen sein müssen.

Ich habe mir nun Mühe gegeben herauszubekommen, in welcher Art der frühe Zustand der Dottersackarterien von Lacerta in den späteren mit einfachem Stamme der A. omphalo-mesenterica übergeführt wird, hauptsächlich um zu erfahren, ob dabei Anastomosenbildungen zwischen den einzelnen Arterien, oder ein Einander-näher-Rücken und -Verschmelzen derselben im Sinne von Howes und Klaatsch stattfindet. Leider war es mir jedoch nicht möglich, eine vollständige Reihe von Entwicklungszuständen dieser Arterie zur Ansicht zu bekommen, so dass ich ein nur unvollkommenes Bild der sich dabei geltend machenden Umwandlungen liefern kann.

Bei einem Embryo von L. viridis, der einem zur Ablage nahezu reifen Ei entstammte, fand ich bei der Durchsicht der Schnittserie in cranio-caudaler Richtung, zunächst in einiger Entfernung caudal von der Pankreasanlage nach einander abgehend, zwei schwächere Arterien, die sich, an der Dorsalseite der Darmrinne angelangt, nach links wandten. Dann folgte ein etwas stärkerer kurzer Stamm, der sich dorsal von der Darmrinne in einen schwächeren nach rechts und einen stärkeren nach links hin ziehenden gabelte. Ihm folgte

ein schwacher kurzer Stamm, der sich ähnlich verhielt, dann ein starker Stamm, der sich nach links hin begab und endlich in der Gegend der hinteren Darmpforte ein kurzer schwacher Stamm, der sich gabelte und mit seinen beiden Ästen in ein ventral dem Darmrohr anliegendes Arterienrohr überging. Dieses letztere ließ sich caudalwärts in zwei ventral vom Darm unmittelbar neben einander verlaufende Stämmchen verfolgen. Dieselben aber erhielten ihr Blut aus vier nach einander caudal von den oben erwähnten Stämmen aus der Aorta abgehenden Stämmchen, die theils rechts, theils links, theils sich gabelnd das Darmrohr umzogen. An den größeren, insbesondere nach links hin in die Dottersackwand übergehenden Stämmchen ließen sich deutlich links von der Darmrinne weite Anastomosen nachweisen. Der Grund der Darmrinne dieses Embryo liegt nicht mehr der Aorta so nahe wie in jüngeren Entwicklungsstadien, und es erscheint daher ein kurzes Gekröse bereits gebildet. Daraus erklärt sich das geänderte Verhältnis der Arterien, die, so weit sie symmetrisch aus der Aorta entsprangen, in Folge der allmählichen Ausbildung des Gekröses mit ihren Ursprüngen näher an einander rücken und endlich kurze gemeinsame Ursprungsstämmchen bilden mussten. Da sich aber auch in ihrem caudalen Abschnitte die Darmrinne zum Rohre schloss, konnten die in ihrem Gebiete befindlichen Arterienstämmchen nicht mehr direkt in die Dottersackwand übergehen und es bildeten sich so die oben geschilderten, ventral vom Darm gelegenen Längsstämme aus.

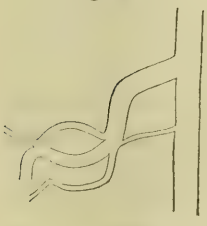
Bei einem aus einem frisch abgelegten Ei stammenden Embryo von L. viridis ließen sich ähnliche Verhältnisse feststellen. Als erstes entsprang ein schwaches an der Darmrinne sich gabelndes Stämmchen, auf dieses folgte ein relativ sehr starker Stamm, der sich in einen nach links hin ziehenden starken und zwei nach rechts verlaufende schwache Stämme theilte, ihm folgte wieder ein schwaches, dorsal von der Darmrinne nach links hin abbiegendes Stämmchen. Unmittelbar cranial von der Gegend der hinteren Darmpforte entließ dann die Aorta wieder einen sehr starken Arterienstamm, der sich in einen rechten und einen linken Ast, beide von gleicher Stärke, gabelte. Im Gebiete des caudalen geschlossenen Darmabschnittes waren noch drei kleine Arterien nachzuweisen, die sich ähnlich verhielten wie bei dem früher beschriebenen Embryo, nur war an die Stelle der beiden Arterienrohre, ventral vom Darm, in welche diese Arterien dort mündeten, ein einfaches Rohr getreten. Bei diesem Embryo lässt sich also neben einer Reduktion der Zahl

der Dottersackarterien eine überwiegend mächtige Entwicklung von zweien der vorhandenen Stämme nachweisen, die dem Dottersacke die Hauptmasse des nöthigen Blutes zuführen.

Bei einem Embryo, der dem Ei acht Tage nach der Ablage entnommen wurde, finde ich die Zahl der Dottersackarterien bereits auf drei reducirt. Die cranialste von diesen ist sehr schwach und wendet sich nach links, die zweite ist sehr mächtig und gabelt sich in zwei den Darm symmetrisch umgreifende Äste. In den linken dieser beiden mündet, nachdem er in die Dottersackwand übergegangen ist, der nach links hin ziehende cranialste Stamm ein. Eine dritte Arterie entspringt endlich noch weiter caudal schon in dem Gebiete, in welchem der Darm bereits geschlossen ist. Auch diese ist ziemlich mächtig und wendet sich, an der Dorsalseite des Darmes angelangt, cranialwärts, um in die Gabelungsstelle der zweiten Dottersackarterie einzumünden. Von den kleineren zum Dottersack ziehenden Arterien des früher beschriebenen Entwicklungsstadiums hat sich somit nur noch eine erhalten, während die übrigen jedenfalls durch Obliteration zu Grunde gegangen sind.

Bei zwei aus 11 Tage mäßig bebrüteten Eiern stammenden Embryonen war der so eben beschriebene craniale schwache Arterienstamm auch nicht mehr vorhanden, und der caudale von den beiden starken Arterienstämmen zeigte sich bereits in der Rückbildung begriffen, so zwar, dass er bei dem einen von den beiden untersuchten Embryonen eben noch wahrnehmbar war. Es war also eigentlich jetzt schon ein einheitlicher Stamm der A. omphalo-mesenterica vorhanden, der durch das Gekröse schief caudalwärts zu der Darmwand verlief und eine kurze Strecke weit deren Dorsalseite entlang zog, um sich schließlich in zwei den Darm umgreifende Endäste zu spalten. An der Gabelungsstelle aber mündete die caudale, aus der Aorta entspringende dünne Arterie ein. Während ihres Verlaufes dorsal vom Darm entlässt die A. omphalo-mesenterica bei dem einen untersuchten Embryo jederseits einen (linkerseits vielleicht auch zwei) in die Dottersackwand übergehende Zweige. Bei dem zweiten untersuchten Exemplar, dessen Dottersackarterien augenscheinlich weiter entwickelt waren, ergaben sich Verhältnisse, wie sie in nebenstehender Fig. 3 schematisch wiedergegeben sind. Die beiden Endäste der A. omphalo-mesenterica, deren linker bereits stärker ist als der rechte, umgreifen den Darm, um

Fig. 3.



ventral von ihm wieder mit einander in Verbindung zu treten und dann erst in die Dottersackwand überzugehen. Der dünne kaum mehr wahrnehmbare caudale Wurzelast der A. omphalo-mesenterica mündet an ihrer Gabelungsstelle ein. Von dieser erstreckt sich aber noch eine kleine Arterie caudalwärts, die, nach kurzem Verlaufe an der linken Seite des Darmes vorbeiziehend, in die Dottersackwand übergeht. Dieser Zustand bildet nun zweifelsohne den Übergang zu den während des längeren Zeitabschnittes des Embryonallebens bestehenden Verhältnissen und lassen sich diese aus ihm durch die Annahme einer Obliteration der später fehlenden Gefäßstrecken zwanglos ableiten. Die Reduktion der Dottersackarterien bis auf eine erfolgt somit bei L. viridis nicht durch Verschmelzung der einander näher rückenden Stämme, sondern durch stärkere Ausbildung eines Stammes und durch Obliteration der mit ihm in Verbindung stehenden anderen Stämme.

Bei L. agilis scheinen sich die definitiven Verhältnisse der A. omphalo-mesenterica in ähnlicher Weise herzustellen wie bei L. viridis, doch sind meine Befunde bei dieser Form noch lückenhafter. Ein Unterschied zwischen diesen beiden Lacerta-Arten scheint nur in so fern zu bestehen, als bei L. agilis die einzelnen Dottersackarterien näher von einander aus der Aorta abgehen. Dadurch wird es möglich, dass, nachdem die Dottersackarterien bis auf zwei mächtige unmittelbar hinter einander abgehende Stämme, die in ähnlicher Weise dorsal vom Darm mit einander zusammenhängen, wie bei L. viridis, geschwunden sind, von diesen beiden die caudale nicht obliterirt, so dass die wegen der Nähe ihrer Abgänge aus der Aorta nur dünne Gewebsbrücke zwischen ihnen durch die andrängenden Blutmassen zum Schwunde gebracht wird und so die beiden Gefäße mit einander verschmelzen. Wenigstens habe ich zweimal bei aus wenige Tage bebrüteten Eiern stammenden Embryonen von L. agilis Gewebsfäden gefunden, die sich durch die Ausmündung der A. omphalo-mesenterica spannten und die ich als Reste der in etwas jüngeren Stadien die beiden Wurzeläste der A. omphalo-mesenterica scheidenden Gewebsmasse anzusehen geneigt bin.

Unwillkürlich erinnern die bezüglich der Entstehung einer einfachen A. omphalo-mesenterica bei L. viridis und agilis angeführten Thatsachen an Befunde, die ich an Echidna-Embryonen (5) zu verzeichnen hatte. So fand ich bei einem Echidna-Embryo (vgl. l. c. Textfigur auf pag. 214) die A. omphalo-mesenterica mit mehreren Wurzeln aus der Aorta entspringend, und während ihres Verlaufes

dorsal vom Darm nach beiden Seiten hin zum Dottersack Äste abgebend. Dieser bei dem einen Echidna-Embryo vorgefundene Zustand ist aber sicher auch wieder nur als ein Übergangszustand anzusehen zwischen einem Zustande, in dem eine größere Zahl getrennt von einander aus der Aorta entspringende Dottersackarterien vorhanden war und einem Zustand, in welchem nur eine A. omphalo-mesenterica mit einfacher Wurzel besteht. Ich sehe also in dem bei dem erwähnten Echidna-Embryo geschilderten Verhalten der Wurzeln der Dottersackarterie Anklänge an die Verhältnisse, wie sie uns bei Lacerta-Embryonen begegnen.

Außer den später verschwindenden, in größerer Zahl vorhandenen Dottersackarterien finde ich jedoch sowohl bei Embryonen von L. agilis als auch bei denen von L. viridis auch noch eine Darmarterie, die der ausgebildeten Form wenigstens in der Regel fehlt. Diese Arterie kann, was ihren Abgang aus der Aorta und ihren Verlauf anbelangt, mit der A. coeliaca von Hatteria verglichen werden. Bei Embryonen von L. agilis aus frisch abgelegten, bis drei Tage lang bebrüteten Eiern, sehe ich nämlich, etwa acht Segmente cranial von der Abgangsstelle der A. omphalo-mesenterica, eine Arterie aus der Aorta entspringen, die in der Wurzel des Magengekröses bis zur Pankreasanlage caudalwärts verläuft und hier in Zweige zerfällt, die nicht mehr weiter verfolgt werden können, während ein Ast der A. omphalo-mesenterica, welcher dem Tr. coeliacus des ausgebildeten Individuums entsprechen würde, noch nicht nachgewiesen werden kann. Dagegen fehlt schon bei nur um Weniges älteren Embryonen dieser der A. coeliaca anderer Formen entsprechende Ast, und an seiner Stelle sehe ich, aus der A. omphalo-mesenterica hervorgehend, einen Zweig in cranialer, also einer der früheren A. coeliaca gerade entgegengesetzten Richtung gegen das Pankreas zu verlaufen und hier unter Abgabe von Ästchen verschwinden. Zweifelsohne wird sich nun ein Zwischenstadium finden lassen, in dem die ursprüngliche A. coeliaca aus der Aorta und der neugebildete Tr. coeliacus aus der A. omphalo-mesenterica durch eine Anastomose mit einander in Verbindung stehen. Leider war ich weder bei L. agilis noch bei L. viridis, wo sich die Dinge in ähnlicher Weise verhielten, in der glücklichen Lage, einen Embryo aufzufinden, bei dem diese Anastomose gerade vorhanden war. Offenbar besteht sie, wie dies bei solchen einen Übergangszustand erzeugenden Anastomosen in der Regel der Fall ist, nur verhältnismäßig sehr kurze Zeit.

Jedenfalls entsteht also die A. coeliaco-mesenterica von Lacerta

nicht durch ein Zusammenrücken der A. coeliaca und der A. omphalo-mesenterica, welches sich ja nur ganz allmählich vollziehen könnte und daher leicht nachzuweisen wäre und durch eine nachfolgende Verschmelzung der beiden Arterienstämme. Ja die Annahme eines solchen Näherrückens der Ursprünge dieser beiden Arterien hat schon von vorn herein in Folge der großen Entfernung zwischen beiden nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich. Vielmehr kommt es zur Entwicklung des Tr. coeliacus aus der A. omphalo-mesenterica, der mit dem Gebiete der A. coeliaca in Anastomosenverbindung tritt. Diese Anastomose erweitert sich dann in dem Maße, als der Tr. coeliacus an Mächtigkeit zunimmt, und so reißt dieser schließlich die peripheren Zweige der A. coeliaca an sich, während ihr Wurzelstamm zu Grunde geht. Es entwickelt sich bei Lacerta also die A. coeliaco-mesenterica in ähnlicher, wenn auch nicht gleicher Weise wie bei Echidna. Berücksichtigt man diesen Bildungsgang des Tr. coeliacus der A. coeliaco-mesenterica bei Lacerta, so erkennt man auch leicht, dass in der pag. 220 beschriebenen Varietät bei L. viridis eine Bildung vorliegt, die darauf zurückzuführen ist, dass, trotzdem ein Tr. coeliacus aus der A. omphalo-mesenterica entstanden war und sich eine Anastomose dieses Stammes mit der A. coeliaca entwickelt hatte, es aus irgend einem nicht näher bekannten Grunde doch nicht zu einem Schwunde des Wurzelstückes der A. coeliaca kam, sondern dass vielmehr die Strombahn dieser Arterie in der Milzgegend an der Abgangsstelle des Arterienastes für den großen Magenbogen zwischen den Ursprungsstellen der beiden Milzarterien unterbrochen wurde, so dass nun die Zweige dieses Astes für den Magen und ein Milzzweig der ursprünglichen A. coeliaca, dem übrigbleibenden Reste derselben, die anderen Zweige dieser Arterie aber dem neugebildeten Tr. coeliacus zufallen mussten.

Was nun die Arterien des Darmkanals aller übrigen Saurier anbelangt, so finden wir nur noch bei Uperanodon pictum ähnliche Verhältnisse, wie sie Lacerta bietet, wieder, und nur bei sehr wenigen zeigen sich Verhältnisse, die den bei Hatteria gefundenen ähnlich sind. Bei den meisten zeigen sich viel verwickeltere Verhältnisse, die jedoch stets entweder von Hatteria-ähnlichen oder von Lacerta-ähnlichen Verhältnissen abgeleitet werden können.

Sepidae.

Seps chalcides (Fig. 3 Taf. V). Bei dieser Form besteht eine A. gastrica mit ähnlichen Vertheilungsverhältnissen wie bei Lacerta, ferner eine selbständige A. coeliaca, die etwa in der Höhe der Magenmitte die Aorta verlässt und in einiger Entfernung vom großen Magenbogen, diesem ziemlich parallel im Magengekröse mitteldarmwärts verläuft und sich auch in einen Mitteldarmast, der mit einem Zweig der Mitteldarmarterie in Verbindung tritt, fortsetzt. Während ihres Verlaufes entlang dem Magen giebt die A. coeliaca eine Reihe von Magenästen ab, die an den großen Magenbogen herantreten und in der Pylorusgegend einen starken Zweig, der sich an der rechten Seite des Magens vorbei zum kleinen Magenbogen begiebt. An der Abgangsstelle dieses Astes entspringt die hier einfache Milzarterie, von ihm selbst aber etwa in der Magenmitte die A. hepatica. Diese entspricht somit nicht der A. hepatica von Hatteria und Lacerta, sondern vielleicht der Anastomose zwischen Arterie des kleinen Magenbogens und A. hepatica, die bei L. viridis gefunden wurde. Eine A. mesenterica communis besteht bei Seps nicht, sondern A. coecalis und Mitteldarmarterie entspringen selbständig von einander aus der Aorta, aber nicht so, wie es ihrem Verbreitungsgebiete entsprechen würde, hinter einander, sondern die A. coecalis als erste und die Mitteldarmarterie als zweite, so dass also eine Überkreuzung der Wurzelstücke dieser Arterien in der Weise stattfindet, dass die A. coecalis linkerseits an der Mitteldarmarterie vorbeizieht. Die A. coecalis theilt sich in zwei den Zweigen dieser Arterie von Hatteria entsprechende Äste. Ihr Mitteldarmast hängt kontinuirlich mit dem caudalen Zweig der Mitteldarmarterie zusammen. Auch eine sehr weit caudal aus der Aorta entspringende A. mesenterica posterior ist vorhanden.

Gongylus ocellatus zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie Seps, nur geht die Milzarterie bei meinen beiden Exemplaren nicht, wie Rathke pag. 144 angiebt, vom Stamme der A. coeliaca, sondern von einem Magenzweige ab, und ist der erste Zweig für den großen Magenbogen so mächtig, dass Rathke von einer Theilung der A. coeliaca in zwei Äste sprechen konnte. Ferner besteht auch darin ein kleiner Unterschied zwischen dieser Form und Seps, dass sich die Mitteldarmarterie hier schon unweit von ihrem Ursprung in zwei Zweige theilt. Auch eine A. mesenterica posterior, welche dem Enddarmaste der A. coecalis einen rückläufigen Zweig entgegenschickt, ist vorhanden.

Wie nun ist die merkwürdige Versetzung der Ursprünge und die Überkreuzung der A. coecalis und der Mitteldarmarterie, auf die zuerst Rathke aufmerksam gemacht hat, zu erklären?

Die Verhältnisse, wie wir sie bei den untersuchten Sepidae fanden, können wir aus Hatteria-ähnlichen in einfacher Weise ableiten, wenn wir uns vorstellen, dass sich der kurze Stamm der A. mesenterica communis, wie er bei Hatteria besteht, von der Theilungsstelle in seine beiden Äste bis an die Aorta heran in der Weise spaltet, dass sich die Spaltungsebene während der Spaltung in einem der Drehung des Zeigers einer Uhr entgegengesetzten Sinne dreht, so dass dabei zunächst die A. coecalis mit ihrem Ursprung auf den cranialen Theil des Umfanges der A. mesenterica communis rückt, ein Zustand, den ich bei zwei Iguaniden (Phrynosoma und Polychrus [vgl. pag. 250 f.]) erhalten fand, was dann bei weiter bis an die Aorta herangehender Spaltung dazu führen muss, dass der Ursprung der A. coecalis cranial von dem der Mitteldarmarterie zu liegen kommen muss. Dass sich eine solche Abspaltung während der Ontogenese thatsächlich vollzieht, wird später für Anguis fragilis gezeigt werden. Sind einmal die Ursprünge der beiden Arterien in der geschilderten Weise auf die Aorta verschoben, dann können dieselben durch ein einfaches Längenwachsthum der Aorta in der in Frage kommenden Strecke aus einander rücken. Freilich werden wir später sehen, dass bei diesem Auseinanderrücken außer dem Längenwachsthum der Aorta möglicherweise auch noch andere Faktoren eine Rolle spielen können.

Hier mag nun vielleicht der geeignete Ort sein, um über die Berechtigung der bis jetzt verwendeten Arteriennamen einige Bemerkungen zu machen und zu sagen, warum vor Allem von der Nomenklatur Rathke's in einigen Punkten abgewichen wurde. Über die Berechtigung des Namens A. coeliaca für das bei Hatteria und einigen anderen Sauriern so benannte Gefäß, bedarf es wohl mit Rücksicht auf die Ursprungs- und Vertheilungsweise derselben keiner besonderen Ausführung, eben so wenig über den von Rathke und mir in übereinstimmender Weise gebrauchten Namen A. coeliaco-mesenterica und A. mesenterica communis. Letzterer Name könnte allerdings auch in A. mesenterica anterior abgeändert werden, da das so bezeichnete Gefäß, rücksichtlich seiner Vertheilung sowie auch rücksichtlich seiner Beziehung zur A. omphalo-mesenterica, ziemlich vollkommen mit dem gleich benannten Gefäße der Säugethiere übereinstimmt. Für den vorzugsweise den Enddarm versor-

genden Ast dieses Gefäßes bei Hatteria habe ich den von KLAATSCH gewählten Namen A. coecalis übernommen, weil dieser Name die Verlaufsrichtung dieses Gefäßes gegen das Cöcum hin markirt. Diese A. coecalis nun ist, wie gezeigt wurde, bei Seps und Gongylus, aber auch, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, bei vielen anderen Sauriern, von der A. mesenterica communis abgespalten und selbständig geworden. RATHKE nennt nun diese selbständig entspringende Arterie A. mesenterica posterior. Diese Namengebung ist jedoch gewiss nicht gerechtfertigt, da die so bezeichnete Arterie ja nur ein selbständig gewordener Ast der A. mesenterica communis s. anterior ist und auch rücksichtlich ihrer Vertheilung mit der A. mesenterica posterior der Säuger keinerlei Übereinstimmung besteht. Vielmehr müssen wir nach den überaus einleuchtenden Ausführungen von HOWES (7) über die als A. mesentericae posteriores zu bezeichnenden Arterien bei Selachiern und Amphibien, die von RATHKE als A. haemorrhoidales bezeichneten, aus der Aorta entspringenden Arterien unbedingt mit dem Namen A. mesentericae posteriores belegen, da es keinem Zweifel unterliegen kann, dass das von HOWES (7) über die Arterienversorgung des Enddarmes der Amphibien Gesagte auch für die ebenfalls in der Regel nur einen kurzen Enddarm besitzenden Saurier Geltung hat. Für Lacerta hat dies HOWES (7) pag. 390 bereits ausgesprochen. Nach diesen Ausführungen kann es daher auch keinem Zweifel unterliegen, dass die bei den Sauriern das caudale Ende des Enddarmes versorgenden Arterien, so weit sie nämlich aus der Aorta ihren Ursprung nehmen, der A. mesenterica posterior der Säuger entsprechen. Dass die Reduktion der Zahl dieser Arterien, wie wir ihr auch bei den Sauriern begegnen, wie HOWES (7, pag. 392) meint, durch Verschmelzung (»concrescenz«) der ursprünglich getrennt entspringenden Arterien erfolgt, halte ich nicht für wahrscheinlich, vielmehr habe ich die Überzeugung, dass bei dem Zustandekommen dieser sowie der übrigen Koncentrationserscheinungen an den Arterien des Darmes Anastomosenbildungen die Hauptrolle spielen. Natürlicherweise entspricht aber unter solchen Umständen die von RATHKE für die den Mitteldarm versorgende Arterie der Sepiden und anderer Saurier gebrauchte Bezeichnung (A. mesenterica anterior) nicht, und ich habe desshalb diese sekundär selbständig gewordene Arterie einfach als Mitteldarmarterie bezeichnet.

Scincidae.

Alle untersuchten Formen dieser Familie mit Ausnahme von Cyclodus nigroluteus und Anguis fragilis zeigen ähnliche Verhältnisse der Darmarterien, wie sie bei den Sepidae gefunden wurden. Dies gilt ganz besonders für Chalcides sepoides, dessen Darmarterien sich von denen von Seps chalcides nur dadurch unterscheiden, dass sich die Mitteldarmarterie schon frühzeitig in zwei Äste spaltet.

Über die Verhältnisse bei Eumeces erythrocephalus, Mabuia carinata und multifasciata, die bei diesen drei Formen ziemlich übereinstimmend gefunden wurden, ist zu bemerken, dass die Milz aus der A. coeliaca, nachdem diese den hier sehr mächtigen aufsteigenden Ast für den großen Magenbogen entsendet hat, zwei Ästchen erhält, und dass bei Eumeces erythrocephalus die Mitteldarmarterie sich in ziemlicher Entfernung von der Aorta in drei, bei Mabuia carinata und multifasciata ziemlich nahe der Aorta in zwei Äste theilt. Die Leberarterie erweist sich wie bei den Sepidae als ein Zweigchen der Arterie des kleinen Magenbogens.

Eumeces pavimentatus (Fig. 4 Taf. V) unterscheidet sich in mehreren wesentlichen Punkten von den eben erwähnten drei Formen. Erstlich finde ich an Stelle der einfachen A. gastrica zwei solche Arterien, die sich in der Cardiagegend verzweigen. Zweitens ist die A. hepatica wie bei Lacerta ein Zweig des Mitteldarmastes der A. coeliaca, während die Milzarterie einfach ist. Drittens zeigt die Mitteldarmarterie einen anderen Charakter der Verzweigung als etwa bei E. erythrocephalus, indem sich an ihr ein gegen das caudale Viertel des Mitteldarmes zu verlaufender Hauptstamm unterscheiden lässt, von welchem nach einander drei größere Stämme abgehen. Und viertens besitzt die A. coecalis keinen Mitteldarmast. Ob aber Anastomosen dieser Arterie mit der Mitteldarmarterie bestehen oder nicht, konnte ich nicht mit Sicherheit herausbringen. Eben so konnte nicht festgestellt werden, ob die A. mesenterica posterior mit dem Endaste der A. coecalis in Verbindung steht.

An die Verhältnisse dieser Form schließen sich zunächst die bei Tiliquar scincoides gefundenen an, nur besitzt dieses Thier eine einfache A. gastrica, geht der erste Ast der Mitteldarmarterie schon sehr nahe von ihrem Ursprunge aus der Aorta ab und entsendet die A. coecalis einen kleinen Mitteldarmast an das Endstück des Mitteldarmes.

Auch Scincus officinalis (Fig. 5 Taf. V) zeigt Verhältnisse,

die nicht wesentlich von denen bei Tiliquar abweichen, und stimmt mit dieser Form auch noch in so fern überein, als die Abgänge der Äste der Mitteldarmarterie vom Stamme nahe an dessen Ursprung herangerückt sind. Dafür fand ich bei einem untersuchten Exemplare zwei Milzarterien aus der A. coeliaca, während bei einem anderen nur eine aus der A. coeliaca entsprang, während die andere aus einer Hodenarterie der linken Seite hervorging. Die A. hepatica ist auch hier ein Zweig des Mitteldarmastes der A. coeliaca. Sehr weit caudal, in der Höhe unmittelbar cranial von der Kloake aus der Aorta abgehend, findet sich eine A. mesenterica posterior, die mit dem Endaste der A. coecalis durch einen rückläufigen Ast in Verbindung tritt, während sie außerdem noch mehrere Äste an die Kloake abgiebt. Dem Verhalten der A. coecalis nach, die bei Scincus keinen Mitteldarmast besitzt, wohl aber mit der Mitteldarmarterie durch eine zarte Anastomose in Verbindung steht, würde sich nach der Schilderung Rathke's Lygosoma melanopygon an Scincus anschließen, doch hat dieser Autor über das Verhalten der Mitteldarmzweige und der A. hepatica dieser Form nichts Näheres angegeben.

Ob die beiden Formen von Euprepis, die Rathke untersucht hat, sich, was ihre Darmarterien anbetrifft, mehr an den Typus von Scincus oder an den von Mabuia anschließen, ist aus Rathke's Angaben nicht zu entnehmen, da alle Details unberücksichtigt geblieben sind und nur die Thatsache des Vorhandenseins dreier großer Darmarterien, der A. coeliaca, die als erste abgeht, der A. coecalis und der Mitteldarmarterie, die sich, da erstere vor der letzteren abgeht, wie bei den von mir untersuchten Scincoiden überkreuzen, angeführt wird.

Cyclodus nigroluteus besitzt nach Rathke nur eine A. coeliaca und eine A. mesenterica communis und zeigt somit gegenüber allen anderen untersuchten Scinciden ein primitives Verhalten dieser Arterien. Die A. hepatica besitzt einen ähnlichen Ursprung wie bei Seps. Auch eine A. mesenterica posterior (A. haemorrhoidalis Rathke) ist vorhanden.

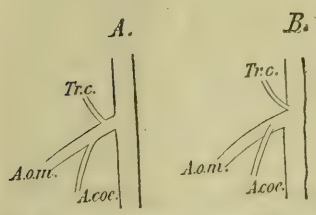
Den verwickeltsten Verhältnissen der Darmarterien begegnen wir in dieser Saurierfamilie bei Anguis fragilis (Fig. 6 Taf. V). Rathke hat dieselben, wenn auch ohne Berücksichtigung von Details, bereits richtig beschrieben. Zunächst besitzt Anguis zwei A. gastricae, die in der Nähe der Cardiagegend ungefähr 5 mm von einander getrennt aus der Aorta entspringen. Die craniale von diesen beiden entsendet

einen Zweig, der, caudalwärts an die rechte Seite des Magens ziehend, mit der Arterie des kleinen Magenbogens anastomosirt, während die zweite A. gastrica wieder mit der aus dem Tr. coeliacus entspringenden Arterie des großen Magenbogens zusammenhängt. Anguis besitzt auch drei große Darmarterien wie die meisten Scincidae, aber diese drei Arterien entspringen alle nahe von einander aus der Aorta, aber nicht der Ordnung nach, die ihrer Vertheilung entsprechen würde, sondern so, dass die A. coecalis als cranialste entspringt, dann der Ursprung jener Arterie folgt, die ihrer Verbreitung nach der A. coeliaca anderer Formen entspricht, die ich aber aus später anzuführenden Gründen als Tr. coeliacus bezeichne, während die Mitteldarmarterie als letzte abgeht, was wieder zur Folge hat, dass sich diese Arterien so überkreuzen, dass die A. coecalis zwischen Mitteldarmarterie und Tr. coeliacus hindurchgeht. Die Ursprungsverhältnisse des Tr. coeliacus wechseln jedoch, wie schon Rathke gesehen hat, in der Weise, dass derselbe auch links neben oder links cranial, von dem Ursprunge der A. coecalis entspringend, gefunden wird. Die Verzweigungen des Tr. coeliacus sind ähnliche wie die der A. coeliaca bei Seps, nur zieht die Arterie nicht dem großen Magenbogen parallel wie dort, sondern, da sie erst in der Höhe des Pylorus entspringt, in sanftem caudalwärts konvexem Bogen gegen den Pförtnertheil des Magens und giebt hier den Ast für den großen Magenbogen ab, der in Folge dessen, da er fast der ganzen Länge des Magens entlang zieht, relativ viel stärker und länger ist wie bei allen übrigen Scincidae. Die Milzarterie geht noch vom Stamme des Tr. coeliacus ab, dann folgt der Ursprung des Mitteldarmastes, der mit der Mitteldarmarterie anastomosirt. Die Fortsetzung des Stammes des Tr. coeliacus endlich bildet die Arterie des kleinen Magenbogens, die außer ihren Magenzweigen zwei Arterien zur Leber entsendet, von denen die eine erst in der Cardiagegend entspringt, während die andere, ihrem Ursprunge nach, etwa der gleichnamigen Arterie von Mabuia entspricht. Die Mitteldarmarterie ist bis an den Darm heran einfach und theilt sich erst hier in einen auf- und einen absteigenden Ast, wie bei einem meiner Exemplare (Fig. 6 Taf. V), oder sie theilt sich bereits in der Mitte ihres Weges von der Aorta zum Darme in diese Zweige wie bei zwei anderen untersuchten Exemplaren. Die A. coecalis giebt einen kurzen Mitteldarmast ab, an dem ich bei drei Exemplaren keine Anastomosenbildung mit dem absteigenden Aste der Mitteldarmarterie nachweisen konnte. Der Enddarmast der A. coecalis anastomosirt

caudalwärts mit der cranialen von zwei A. mesentericae posteriores, die Rathke ebenfalls bereits erwähnt.

Was nun die eigenthümlichen Abgangs- und Verlaufsverhältnisse der drei großen Darmarterien bei dieser Form anbelangt, so leiten sich dieselben von einem Zustande her, der dem ähnlich ist, wie er sich in Form des Bestandes einer A. coeliaco-mesenterica bei Lacerta vorfindet. Bei Embryonen von Anguis fragilis, deren Kopflänge 4 mm (Distanz zwischen Schnauzenspitze und Mittelhirnvorsprung im fixirten Zustande gemessen) und etwas weniger betrug, finde ich nämlich eine einzige Darmdottersackarterie, von der cranialwärts eine Arterie abgeht, die bis ans Pankreas heran verfolgt werden kann. Diese Arterie entspricht dem Truncus coeliacus von Lacerta. Außerdem entlässt aber diese Darmdottersackarterie eine zweite Arterie, die, caudalwärts abgehend, dem Enddarme zustrebt und diesem entlang verläuft, diese letztere Arterie entspricht der A. coecalis von Lacerta. Bei Embryonen von 4,2 mm Kopflänge entspringt der Tr. coeliacus jedoch nicht mehr aus der Darmdottersackarterie, sondern knapp vor und nach links von ihr, ist also mit seinem Ursprung von dieser Arterie auf die Aorta herabgerückt. Ähnliches sehe ich auch bei einem Embryo von 4,4 mm Kopflänge. Während aber bei Embryonen von 4,2 cm Kopflänge die A. coecalis noch ziemlich entfernt vom Ursprunge derselben aus der Darmdottersackarterie abgeht, sehe ich dieselbe (vgl. nebenstehende Fig. 4 *B*) hier nicht nur mit ihrer Wurzel dem Ursprunge dieser Arterie näher gerückt, sondern auch auf den nach links gewendeten Theil ihres Umfanges verschoben. Es spaltet sich also gewissermaßen die A. coecalis von ihrem Mutterstamme, der Darmdottersackarterie, allmählich ab und verschiebt so, indem sich die Abspaltungsebene während der Abspaltung dreht, ihren Ursprung nach und nach auf den linken und später noch auf den cranialen Theil des Umfanges dieser Arterie. Denkt man sich diesen Vorgang nun noch weiter fortgesetzt, so muss schließlich die A. coecalis mit ihrem Ursprung bis auf den Aortenstamm überrücken, und zwar wird es ein Stadium geben müssen, ich konnte ein solches leider nicht auffinden, da mir das nöthige Material fehlte, in dem der Ursprung der Enddarmarterie, zwischen Ursprung der Darmdottersackarterie und des

Fig. 4.



Tr.c Truncus coeliacus, *A.o.m* A. omphalo-mesenterica, *A.coc* A. coecalis.

Tr. coeliacus an diese beiden anstoßend, zu liegen kommt. Gelegentlich kann sich dann, indem die Ursprünge der drei Gefäße durch gleichmäßiges Wachsthum der Aortenwand etwas aus einander rücken, dieser Zustand auch noch beim ausgebildeten Thiere erhalten. In der Regel aber stellt sich der Zustand, den unsere Fig. 6 Taf. V darstellt, her, indem noch eine weitere Verschiebung der Ausmündungsstelle der A. coecalis an der Ausmündungsstelle der A. coeliaca vorbei zu Stande kommt. Bei einem Embryo, an dessen Haut die der Schuppenzeichnung entsprechende Felderung bereits sichtbar zu werden beginnt, sehe ich bereits Verhältnisse, die denen der Fig. 6 sehr ähnlich sind. Auch bei dieser Verschiebung der Ausmündungsstelle der A. coecalis an der Aorta cranialwärts stelle ich mir vor, dass ein ähnlicher Abspaltungsvorgang sich vollzogen hat wie bei deren Verschiebung entlang der Darmdottersackarterie bis an die Aorta heran. Solche Abspaltungen kommen ja auch an anderen Stellen des Arteriensystems der Saurier zur Beobachtung, am reinsten sieht man eine solche bei der Verlängerung der dorsalen Aortenwurzeln vor sich gehen. Es ist das jener Abspaltungsvorgang, den ich an anderer Stelle (3) geschildert habe und der, da sich während des Abspaltungsvorganges die Spaltungsebene dreht, das Zugetheiltwerden der beiden A. subclaviae an die rechte Aortenwurzel zur Folge hat und bedingt, dass bei vielen Sauriern das Ende der linken Aortenwurzel vor das der rechten zu liegen kommt. Nachdem wir aber nachweisen konnten, dass sich bei Anguis fragilis eine solche Abspaltung der A. coecalis von der Darmdottersackarterie einleitet, so wird es wohl auch nicht zu gewagt sein, wenn man, wie ich dies gethan habe, die bei den untersuchten Sepidae gefundenen Verhältnisse mit Rücksicht auf Ursprung und Überkreuzung von A. coecalis und Mitteldarmarterie durch einen während der Ontogenese sich abspielenden ähnlichen Vorgang erklärt. Eine ähnliche Erklärung müsste aber dann natürlich auch für die Scincidae Geltung haben, die in dieser Beziehung mit Seps übereinstimmen.

Es wird aus dieser Schilderung des Entwicklungsganges der eigenthümlichen Verschiebungen, welche die Ursprünge der großen Darmarterien bei Anguis fragilis im ausgebildeten Zustande gegen einander aufweisen, klar geworden sein, warum ich für die ihrer Verbreitung nach einer A. coeliaca anderer Formen entsprechende Arterie den Namen Truncus coeliacus gewählt habe. Diese Arterie ist eben nichts Anderes als ein von einer A. coeliaco-mesenterica abgespaltener und durch die Abspaltung selbständig gewordener Tr.

coeliacus. In der Folge wird daher diese Bezeichnung stets dann gebraucht werden, wenn bei einer Saurierform mit Sicherheit anzunehmen ist, dass in einer scheinbar einer A. coeliaca entsprechenden Arterie ein durch Abspaltung von einer ursprünglich vorhandenen A. coeliaco-mesenterica selbständig gewordener Tr. coeliacus vorliegt.

Chamaesauridae.

Rücksichtlich der Darmarterienverhältnisse bei Vertretern dieser Familie liegen Angaben von Rathke für Chamaesaura anguina vor, deren Darmarterien sich nach seiner Beschreibung ähnlich verhalten dürften wie die von Tiliquar scincoides. Rathke führt an, dass er bei einem Exemplar dieser Form zwei Mitteldarmarterien, die gesondert aus der Aorta entsprangen, vorfand, ein Verhalten, welches jedenfalls von einem, dem bei Tiliquar ähnlichen, in der Weise abgeleitet werden kann, dass sich der erste stärkste Ast der Mitteldarmarterie, der schon nahe ihrem Ursprunge abgeht, sich mit seinem Abgang bis auf die Aorta zurück verschoben, resp. von der Mitteldarmarterie vollständig abgespalten hat.

Zonuridae.

Zonurus cordylus schließt sich nach Rathke's Beschreibung bezüglich seiner Darmarterien an Scincus an. Seine A. coeliaca, welche als erster Stamm von der Aorta abgeht[1], giebt ziemlich weit vom Ursprung den Ast für den großen Magenbogen ab. Der Mitteldarmast der A. coeliaca versorgt etwa das erste Drittel des Mitteldarmes. Die Mitteldarmarterie theilt sich gleich an ihrem Ursprung in zwei Äste, die das mittlere Drittel des Dünndarmes versorgen. Das letzte Drittel dieses Darmabschnittes erhält einen Mitteldarmast der A. coecalis, die cranial von der Mitteldarmarterie, diese an der linken Seite überkreuzend, entspringt. Außerdem findet sich noch eine A. mesenterica posterior. Zonurus giganteus schließt sich, was die Abgangsverhältnisse der großen Arterienstämme des Darmes aus der Aorta anbelangt, ganz an Z. cordylus an, nur finde ich bei dieser Form zwei knapp hinter einander aus der Aorta abgehende Mitteldarmarterien. Es ist also bei dieser Form sowie bei Chamaesaura zu einer Spaltung des ursprünglich einheitlichen Mittel-

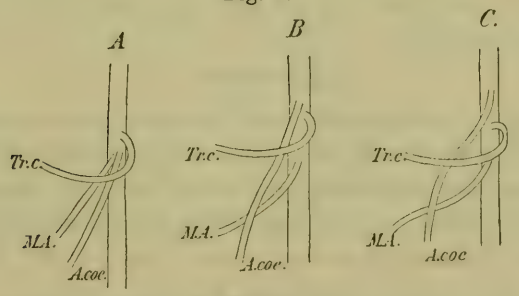
[1] Bezüglich der A. gastrica fehlen Angaben, doch wird eine solche wohl auch vorhanden gewesen sein.

darmarterienstammes von der Theilungsstelle in seine beiden Aste her gekommen.

Auch bei Gerrhosaurus madagascariensis geht die A. coeliaca als erste große Arterie des Darmes aus der Aorta hervor. Sie besitzt hier keinen Mitteldarmast und ihre Darmverzweigungen reichen somit nur bis an den Pylorus heran. Der Ast, welcher für den kleinen Magenbogen bestimmt ist und von dem auch die A. hepatica entspringt, kreuzt den Magen in etwas größerer Entfernung vom Pylorus, wie bei den bis jetzt beschriebenen Formen. Die Mitteldarmarterie entspringt unmittelbar caudal von der A. coecalis, die sie somit an ihrer rechten Seite überkreuzt. Sie theilt sich nahe ihrem Ursprunge in zwei Zweige. Der Ursprung der A. coecalis befindet sich ziemlich weit caudal vom Ursprunge der A. coeliaca. Der Mitteldarmast der A. coecalis versorgt etwa das caudale Drittel des Mitteldarmes.

Pseudopus Pallasii zeigt ähnliche Verhältnisse seiner Darmarterien wie Anguis fragilis. Dies gilt auch bezüglich der Variabilität des Ursprunges der drei großen Darmarterien. Beifolgende Abbildung (Fig. 5) zeigt die an drei untersuchten Exemplaren gewonnenen Befunde. Das in *A* dargestellte Verhalten ist das einfachste

Fig. 5.



Tr.c Truncus coeliacus, *M.A* Mitteldarmarterie, *A.coe* A. coecalis.

und ursprünglichste, während das in *C* abgebildete den am weitesten vorgeschrittenen Zustand darstellt. Der Zustand von *B* bildet gewissermaßen die Vermittlung zwischen beiden. Ein Unterschied gegenüber Anguis besteht jedoch darin, dass Pseudopus nur eine A. gastrica und keine A. mesenterica posterior besitzt, und ferner darin, dass der Mitteldarmast der A. coecalis mit dem benachbarten Aste der Mitteldarmarterie eine weite Anastomose bildet. Dass die einzelnen Äste der Mitteldarmarterie durch entlang dem Darm verlaufende Anastomosen unter einander verbunden sind, erwähnt schon

Rathke, dessen Angaben über diese Form auch sonst mit den meinigen übereinstimmen. Bei dem von ihm untersuchten Exemplar entsprang der Tr. coeliacus wie bei meinem Exemplar *B* (Fig 5) links neben der A. coecalis.

Auch Geronotus imbricatus zeigt ähnliche Ursprungsverhältnisse der großen Darmarterien. Bei zwei untersuchten Exemplaren entsprangen diese Arterien so, wie es für das Exemplar *C* von Pseudopus (Textfig. 5) angegeben wurde. Außer den großen Darmarterien sind zwei kleine, nahe an einander entspringende A. gastricae für den Cardiatheil des Magens vorhanden. Eine A. mesenterica posterior fehlt. Die Milzarterie entspringt noch vom Stamme des Tr. coeliacus, bevor derselbe den Ast für den großen Magenbogen abgiebt. Der Mitteldarmast des Tr. coeliacus ist sehr schwach und kurz, dagegen ist der Mitteldarmast der A. coecalis stärker entwickelt. Die Leberarterie entspringt wie bei Pseudopus und Anguis. Die Mitteldarmarterie theilt sich nahe ihrem Ursprung in drei Äste und unterscheidet sich dadurch von der gleichen Arterie von Pseudopus, die sich in ziemlicher Entfernung von ihrem Ursprung in nur zwei Äste theilt.

Bei Ophisaurus ventralis ist nach Rathke der Ursprung der großen Darmarterien ein ähnlicher und besteht ebenfalls ein Mitteldarmast der A. coecalis, welcher sich über das caudale Viertel des Dünndarmes vertheilt.

Aconthiadae.

Von dieser Saurierfamilie hat Rathke Aconthias meleagris untersucht, welche Form sich, was die Abgangsverhältnisse ihrer großen Darmarterien anbelangt, so verhält wie die Sepidae. Die A. coeliaca giebt jedoch hier keinen Mitteldarmast ab, während die A. coecalis einen solchen entsendet.

Lepidosternidae et Amphisbaenidae.

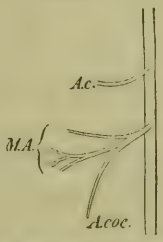
Auch die von Rathke untersuchten Ringelechsen (Lepidosternidae und Amphisbaenidae) zeigen nach dem, was dieser Autor angiebt, größtentheils ähnliche Verhältnisse ihrer großen Darmarterien rücksichtlich Ursprung und Verlauf wie die Sepidae. Dies gilt besonders für Lepidosternon phocaena, Amphisbaena fuliginosa, vermicularis und alba, dagegen fand sich bei Lepidosternon microcephalum und Amphisbaena dubia eine A. mesenterica communis als gemeinsamer Stamm für A. coecalis und Mitteldarmarterie. A. gastricae waren bei Lepidosternon microcephalum 3,

bei Lepidosternon phocaena 1, bei Amphisbaena fuliginosa und dubia 2—3, bei Amphisbaena vermicularis eine und bei Amphisbaena alba 4—9 vorhanden. Bei allen diesen Ringelechsen fand Rathke 3—4 A. mesentericae posteriores. In diesen beiden Saurierfamilien zeigen somit Amphisbaena dubia und Lepidosternon microcephalum die ursprünglichsten Verhältnisse ihrer großen Darmarterien.

Geckotidae.

Den verschiedenartigsten Abgangs- und Vertheilungsverhältnissen der Darmarterien begegnete ich in der Familie der Geckotiden. Die ursprünglichsten Verhältnisse finde ich bei Gehyra oceanica. Diese Form besitzt eine A. coeliaca und eine A. mesenterica communis wie Hatteria. Über die Details der Vertheilung der Äste der A. coeliaca habe ich an meinem Exemplar, da die Injektion des mir zur Verfügung stehenden Spiritusexemplars nicht glückte, nichts Näheres herausbringen können. Dagegen zeigt die A. mesenterica eine neue Art der Vertheilung (vgl. nebenstehende Fig. 6). Nahe ihrem Ursprung geht nämlich von ihr ein Ast für den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes ab, dann folgt die Abgangsstelle der A. coecalis und nach dieser erfolgt erst die Theilung in die übrigen Mitteldarmäste.

Fig. 6.



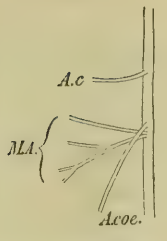
M.A Mitteldarmarterien, *A.c* A. coeliaca, *A.coe* A. coecalis.

Bei Hemidactylus maculatus und Hoplodactylus maculatus, sowie bei je einem von zwei untersuchten Exemplaren von Ptyodactylus Gecko und Gecko vertillatus waren drei große Darmarterien vorhanden, von denen als erste die A. coeliaca, als zweite, und zwar in einer beträchtlichen Entfernung caudal von der ersten, die A. coecalis und knapp hinter dieser als letzte die Mitteldarmarterie entsprang. Natürlich überkreuzen sich A. coecalis und Mitteldarmarterie wieder in der gewöhnlichen Weise. Weder die A. coeliaca noch die A. coecalis geben Mitteldarmäste ab, so dass also der Mitteldarm ausschließlich von der Mitteldarmarterie versorgt wird (vgl. Fig. 7 Taf. V). Der Ast der Mitteldarmarterie, welcher für den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes bestimmt ist, geht bei den oben angeführten Formen, mit Ausnahme des Exemplars Nr. 1 von Gecko vertillatus, nahe der Wurzel dieser Arterie ab. Bei Gecko vertillatus Nr. 1 dagegen theilt sich die Mitteldarmarterie nahe ihrer Wurzel in zwei nahezu gleich starke Äste (Fig. 7 Taf. V),

und von dem cranialen dieser beiden geht, erst etwa in der Mitte der Entfernung zwischen Ursprung und Darm, der Ast für den Anfang des Mitteldarmes ab.

Bei dem von mir untersuchten Exemplar von Phelsuma madagascariensis und Ptychozoon homolocephalum ist (vgl. die nebenstehende Fig. 7) dieser Ast mit seinem Ursprunge bis auf die Aorta verschoben, ein Zustand, den ich mir sekundär aus einem, der dem von Hoplodactylus ähnlich war, durch Abspaltung dieses Astes von der Mitteldarmarterie entstanden denke.

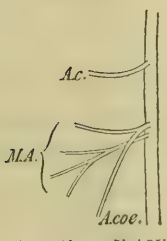
Fig. 7.



A.c A. coeliaca, *M.A* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

Bei Gymnodactylus frenatus und je einem zweiten Exemplare von Ptyodactylus Gecko und Gecko vertillatus bestehen zwar auch drei große Darmarterien mit ähnlichen Abgangsverhältnissen wie bei den früher beschriebenen Formen, aber hier (vgl. nebenstehende Fig. 8) geht der Ast für den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes nicht von der Mitteldarmarterie, sondern von der A. coecalis nahe ihrem Ursprunge aus der Aorta ab. Dieses höchst eigenthümliche, jedenfalls sekundäre Verhalten lässt sich nun, wie ich glaube, leicht von einem Zustande ableiten, der dem bei Gehyra oceanica gefundenen (vgl. Textfig. 6) ähnlich war. Da sich nämlich die A. coecalis, um einen selbständigen Ursprung aus der Aorta zu gewinnen, von der ursprünglich vorhandenen A. mesenterica communis abspalten musste, der erste Ast für den Mitteldarm aber noch proximal von der Abgangsstelle der A. coecalis entsprang, so konnte die A. coecalis bei ihrer Abspaltung und der damit verbundenen Überdrehung resp. Verschiebung ihrer Abgangsstelle auf den cranialwärts sehenden Theil der Cirkumferenz der A. mesenterica communis diese Verlagerung ihres Ursprunges noch distal von der Abgangsstelle des ersten Mitteldarmastes erlangen und dann bei weiterer Fortsetzung des Abspaltungsprocesses diesen ersten Arterienzweig des Mitteldarmes als Ast übernehmen. Wir müssen uns also als Zwischenstadium zwischen dem bei Gehyra oceanica einer- und Gymnodactylus frenatus und den ähnliche Verhältnisse darbietenden Formen andererseits, einen Zustand kurze Zeit bestehend denken, welcher die Verhält-

Fig. 8.

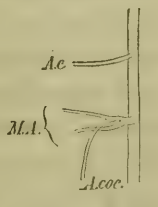


A.c A. coeliaca, *M.A* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

nisse nebenstehender Fig. 9 darbieten würde, Verhältnisse, welche ich freilich bei keiner der von mir untersuchten Formen als thatsächlich noch bestehend nachweisen konnte.

Für Hemidactylus Leschenaultii, Phyllodactylus gymnopygon und Gymnodactylus scaber giebt RATHKE an, dass er bei diesen Formen drei große Darmarterien, als deren erste die A. coeliaca entsprang, gefunden habe. Es ist jedoch aus seiner Beschreibung nicht zu ersehen, ob bei der einen oder der anderen dieser Formen die A. coecalis, die wie gewöhnlich cranial von der Mitteldarmarterie entspringt und dieselbe an ihrer linken Seite überkreuzt, einen Ast an das Anfangsstück des Mitteldarmes abgegeben hat. Für Platydactylus guttatus giebt RATHKE an, dass er bei zwei Exemplaren die Mitteldarmarterie doppelt gefunden habe, und ich vermuthe daher, dass bei dieser Form die Arterie für den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes selbständig aus der Aorta entspringt, wie etwa bei Phelsuma madagascariensis.

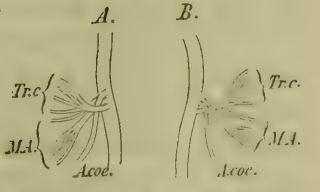
Fig. 9.



A.c A. coeliaca, *M.A* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

Eine ganz eigenartige aber übereinstimmende Art der Verästelung und Vertheilung zeigen die Darmarterien von Tarentola (Platydactylus) mauritanica und annularis (vgl. Fig. 8 Taf. V), von welchen Formen ich mehrere Exemplare untersuchen konnte. Bei Tarentola annularis, die eine kleine A. gastrica besitzt, entstehen vier große Darmarterien in unmittelbarer Nähe von einander aus der Aorta, und zwar so, dass der Tr. coeliacus am weitesten nach links und caudal, eine Arterie für den Anfang des Mitteldarmes und die Hauptarterie des Mitteldarmes am weitesten nach rechts, und die A. coecalis zwischendrin aber am weitesten cranial entspringt, so dass also der Tr. coeliacus die A. coecalis an ihrer linken Seite überkreuzt. Bei Platydactylus mauritanicus fand ich, wie dies aus nebenstehender Fig. 10 hervorgeht, nur drei große Arterienstämme vor, indem nämlich hier noch (vgl. Fig. 10 *B*) ein kurzer gemeinsamer Stamm der Mitteldarmarterie besteht, der jedoch bei den verschiedenen untersuchten Exemplaren an Länge variirt. Rücksichtlich der Details

Fig. 10.



Tr.c Verzweigungen des Tr. coeliacus, *M.A* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

der Vertheilung dieser Äste verhalten sich die beiden Formen von Platydactylus fast gleich (Fig. 8 Taf. V). Der Tr. coeliacus giebt zunächst drei Äste an den großen Magenbogen ab, entlässt dann die A. hepatica, die an der rechten Seite des Magens vorbeizieht und also hier in einer ganz neuen Abgangs- und Verlaufsweise auftritt, dann folgt ein kleiner Magen und ein kleiner Milzzweig und ein Ast, der sich an den pylorischen Theil des großen Magenbogens begiebt, um am Pylorus zu endigen. Hierauf biegt sich die Fortsetzung des Tr. coeliacus an der rechten Seite des Magens vorbei zum kleinen Magenbogen, um hier unter Abgabe zahlreicher Äste zu endigen. Die Arterie für den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes anastomosirt mit dem ersten Aste der Mitteldarmarterie. Diese bildet bei den verschiedenen untersuchten Exemplaren einen verschieden langen, in der Regel ganz kurzen Stamm, der sich bei Pl. annularis in zwei, bei Pl. mauritanicus in drei Äste theilt. Doch theilt sich der caudale Ast der Mitteldarmarterie bei Pl. annularis auch noch in zwei Äste, so dass bei beiden Formen im Ganzen vier Mitteldarmäste aus dem Mitteldarm herantreten. Auch die A. coecalis theilt sich bei den verschiedenen untersuchten Exemplaren in verschiedener, meist geringer Entfernung von ihrem Ursprung in zwei Äste, von denen der craniale auf den Mitteldarm übergeht und hier mit dem benachbarten Zweig der Mitteldarmarterie anastomosirt. Eine kleine A. mesenterica posterior vertheilt sich am Endabschnitte des Enddarmes.

Was nun die Ableitung des Verhaltens der Ursprünge und der Verzweigung der Darmarterien von Platydactylus anbelangt, so kann es wohl nach dem Vorausgegangenen kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir als Ausgangsform eine solche annehmen müssen, die wie Lacerta eine A. coeliaco-mesenterica besessen hat. Wir müssen uns dabei vorstellen, dass sich von dieser A. coeliaco-mesenterica zuerst der Tr. coeliacus unter gleichzeitiger Caudalwärts-Verschiebung seines Ursprunges an dieser Arterie abgespalten hat und so einen caudal von ihrer Wurzel befindlichen selbständigen Ursprung aus der Aorta gewinnen konnte, so dass sich zunächst Verhältnisse ergaben, wie wir sie bei Anolis (vgl. Fig. 11 Taf. V) noch dauernd erhalten finden. Dann folgte die Abspaltung der A. coecalis mit gleichzeitiger Verschiebung ihres Ursprunges in cranialer Richtung, und schließlich kam es dann bei Pl. annularis noch zu einer einfachen Abspaltung des ersten Mitteldarmastes von der Mitteldarmarterie.

Jedenfalls sind also die Verhältnisse der Darmarterien bei Platydactylus, was ich KLAATSCH gegenüber betonen muss, keineswegs primitive, oder Anklänge an primitive Verhältnisse darbietende[1].

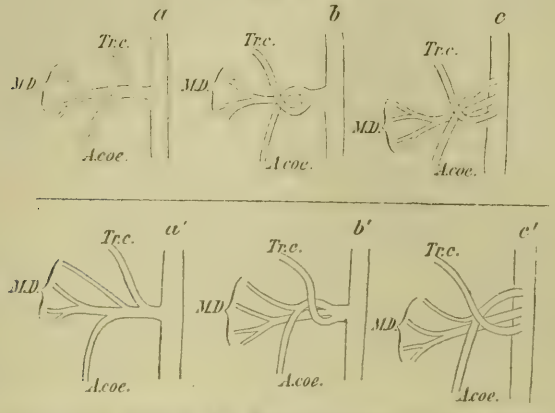
Bei Uroplates fimbriatus begegnen wir Verhältnissen, die an die bei Pl. mauritanicus gefundenen anschließen. Auch hier finde ich außer einer kleinen A. gastrica für den Cardiatheil des großen Magenbogens und einer kleinen A. mesenterica posterior für den Endabschnitt des Enddarmes drei große Darmarterien, von denen als erste die A. coecalis, als letzte der Tr. coeliacus und zwischen beiden die Mitteldarmarterie entspringt. Doch liegen ihre Ursprünge weiter aus einander wie bei Pl. annularis. Diese drei Arterien überkreuzen sich an einem Punkte so, dass die Mitteldarmarterie rechts, der Tr. coeliacus links von der A. coecalis vorbeizieht. Die Verzweigung des Tr. coeliacus ist auch mit Rücksicht auf Abgang und Verlauf der A. hepatica ähnlich wie bei Pl. annularis, nur geht die A. lienalis schon als erster Ast vom Tr. coeliacus ab. Die den Mitteldarm versorgenden Arterienäste verhielten sich nun bei den beiden von mir untersuchten Exemplaren verschieden. Bei dem einen Exemplare gabelte sich die Mitteldarmarterie in ziemlicher Entfernung von ihrem Ursprunge in zwei Äste, und jeder von diesen gabelte sich in der Nähe des Darmes wieder, so dass im Ganzen vier Äste gebildet wurden, von denen der erste mit dem Pylorusast des Tr. coeliacus, der letzte mit einem Mitteldarmaste der A. coecalis anastomosirte. Die letztere theilte sich in unmittelbarer Nähe des Cöcum in ihre beiden Endäste. Bei dem zweiten untersuchten Exemplar waren vier an den Mitteldarm herantretende Arterienäste vorhanden, aber nur drei davon gehörten der Mitteldarmarterie an. Der erste war ein Zweig der A. coecalis, die denselben dort abgab, wo sie sich mit dem Tr. coeliacus und der Mitteldarmarterie überkreuzte.

Auch für die bei Uroplates gefundenen Verhältnisse, glaube ich, müssen wir annehmen, dass sich dieselben aus einer Form mit A. coeliaco-mesenterica entwickelt haben. Dabei wäre der Entwicklungsgang, wie bei Tarentola, in der Weise zu denken, dass sich von der A. coeliaco-mesenterica zuerst der Tr. coeliacus und dann erst die A. coecalis abgespalten hat. Dabei stelle ich mir vor, dass bei Exemplar 1 ein Ausgangsstadium wie in umstehender Fig. 11 *a*

[1] Leider habe ich nicht herausbekommen können, welche Form KLAATSCH eigentlich untersucht hat, da mir der bekannte Reptilienkenner Dr. A. WERNER in Wien sagte, dass die Systematiker einen Platydactylus Gecko nicht kennen; und so war ich auch nicht in der Lage, KLAATSCH's Angaben zu kontrolliren.

vorhanden war, auf das dann ein Zwischenstadium (Fig. 11 *b*) folgte, das in das Endstadium Fig. 11 *c* überführte, während die Fig. 11 *a'*, *b'*, *c'* den Entwicklungsgang der Verhältnisse bei Exemplar 2 ver-

Fig. 11.



Tr.c Truncus coeliacus, *M.D* Mitteldarmarterien, *A.coe* A. coecalis.

sinnlichen würden, bei welchem also im Ausgangsstadium der erste Mitteldarmast, proximal von der Abgangsstelle der A. coecalis entspringend, gedacht werden müsste.

Chamaeleonidae.

Die untersuchten Chamäleonarten zeigen, mit Ausnahme von Ch. basiliscus, ziemlich übereinstimmende Verhältnisse ihrer Darmarterien, die denjenigen, welche bei dem zweiten Exemplar von Uroplates gefunden wurden, sehr ähnlich sind. Bei Chamaeleo gracilis (Fig. 12 Taf. VI), von welcher Form ich ausgehen will, bestehen außer einer größeren Zahl von A. gastricae drei große Darmarterien, als deren erste die A. coecalis, als deren letzte der Tr. coeliacus entspringt und die sich somit in ganz ähnlicher Weise wie bei Uroplates überkreuzen. Der Tr. coeliacus giebt in ziemlicher Entfernung von seinem Ursprung einen Ast für den großen Magenbogen, dann eine Milzarterie, dann die Arterie für den kleinen Magenbogen und hierauf wieder eine Arterie für die Milz ab und setzt sich endlich, entlang dem großen Magenbogen, unter Abgabe kleiner Zweigchen bis zum Pylorus fort, um hier mit dem ersten Mitteldarmast in Anastomosenverbindung zu treten. Dieser Ast ist nun kein Zweig der Mitteldarmarterie, sondern entspringt ziemlich weit peripher aus dem Mitteldarmast der A. coecalis und überkreuzt die beiden Äste der

Mitteldarmarterie an deren linker Seite. Von dem caudalen Aste der Mitteldarmarterie sehe ich einen Bindegewebsstrang ausgehen, der in ein schwarz pigmentirtes im Gekröse gelegenes Gewebsklümpchen übergeht. Den Bindegewebsstrang halte ich für einen Rest der A. omphalo-mesenterica, das Gewebsklümpchen aber für ein Überbleibsel des Dottersackes.

Bei Chamaeleo verrucosus verhalten sich bei dem von mir untersuchten Exemplar die Darmarterien ganz ähnlich wie bei Ch. gracilis, nur geht der Ast der A. coecalis für den Anfang des Mitteldarmes etwas weiter proximal ab als dort. Auch ist bei dieser Form die Milz etwas kleiner, rundlich und liegt näher der Aorta, unmittelbar caudal von der Überkreuzungsstelle der drei Arterien. Nach Rathke soll bei Ch. verrucosus der Tr. coeliacus links neben der A. mesenterica posterior entspringen, was darauf hindeutet, dass die Ursprungsverhältnisse der drei Arterien variiren können. Nach den Angaben desselben Autors stimmt dagegen Ch. vulgaris bezüglich der Abgangsverhältnisse seiner großen Darmarterien mit Ch. gracilis überein. Dagegen sehe ich bei drei Exemplaren von Ch. basiliscus den Tr. coeliacus zwischen A. coecalis und Mitteldarmarterie, also etwa so wie bei Anguis fragilis entspringen, wobei aber bei jedem einzelnen untersuchten Exemplare die Distanzen zwischen den Ursprüngen der einzelnen Arterien verschiedene sind. Die von Mackay (9) für Ch. vulgaris gegebene Beschreibung und Abbildung stimmt nicht mit der Angabe von Rathke überein, wohl aber mit den von mir bei Ch. basilicus gefundenen Thatsachen, und ich halte es daher für möglich, dass die von Mackay untersuchte Form nicht Ch. vulgaris, sondern Ch. basilicus war, welche beide Formen leicht verwechselt werden können. Immerhin ist es aber auch möglich, dass bei Ch. vulgaris die Abgangsverhältnisse der großen Arterien erheblichen Variationen unterworfen sind, so dass einmal das von Rathke angeführte, das andere Mal das von Mackay abgebildete Verhalten gefunden werden kann.

Tejidae.

Ameiva vulgaris (Fig. 9 Taf. V) besitzt zwei A. gastricae, die in ziemlicher Entfernung von einander aus der Aorta entspringen, so dass die caudale von beiden, die ihrer Vertheilung nach etwa der Arterie des großen Magenbogens von Scincus oder Lacerta entspricht, mit ihrem Ursprung an die linke Seite des Ursprunges der A. coecalis zu liegen kommt. Die letztere Arterie entspringt wieder

als erste in der Reihe, während der Tr. coeliacus als zweiter, die Mitteldarmarterie aber als dritte entspringen und sich also in der bekannten Weise überkreuzen. Eine gleiche Ursprungsweise dieser drei Arterien finde ich auch bei Ameiva surinamensis und Acranthus viridis. Eben so entspringen diese Schlagadern aber auch, wie Rathke angiebt, bei Cnemidophorus lemniscatus. Die Milzarterie ist der erste Ast des Tr. coeliacus, dann folgt ein Ast für den großen Magenbogen, dann ein Mitteldarmast und die A. hepatica, welche auch noch ein kleines Zweigchen für den Anfang des Mitteldarmes und Zweige für das Pankreas abgiebt. Endlich versorgt der Tr. coeliacus mit einem kleinen Zweige den Pylorustheil des Magens und endigt in den mächtigen Ast für den kleinen Magenbogen. Die Mitteldarmarterie theilt sich in zwei Zweige und die A. coecalis, die auch einen Mitteldarmast abgiebt, anastomosirt durch diesen mit dem caudalen Aste der Mitteldarmarterie. Eine A. mesenterica posterior konnte ich weder bei dieser Form noch auch bei den anderen untersuchten Vertretern der Familie nachweisen.

Ameiva surinamensis besitzt drei A. gastricae, deren caudalste in einiger Entfernung cranial vom Ursprung der A. coecalis entspringt. Im Übrigen verhalten sich die Darmarterien ähnlich wie bei A. vulgaris. Das Gleiche gilt auch von Acranthus viridis, nur dass bei dieser Form der Ast für den großen Magenbogen, der bei A. vulgaris selbständig aus der Aorta entspringt, hier noch vom Stamme des Tr. coeliacus nahe seiner Wurzel abgeht und zwei Milzarterien vorkommen.

Recht eigenartigen Verhältnissen der Darmarterien begegnete ich bei Teju teguixin (Fig. 13 Taf. VI). Diese Form besitzt außer einer kleinen A. gastrica, die sich in der Cardiagegend des Magens vertheilt und links und etwas caudal von dem Ursprunge der A. coecalis entspringt, so dass sie die Wurzel dieser Arterie überkreuzt, nur zwei große Darmarterien. Von diesen beiden ist die cranialer entspringende ihres Verbreitungsgebietes wegen als A. coecalis zu bezeichnen, während die caudaler entspringende zwar jedenfalls dem Tr. coeliacus anderer Tejiden entspricht, aber ein wesentlich größeres Verbreitungsgebiet als sonst besitzt. Jede von diesen beiden Arterien entsendet nämlich einen großen Mitteldarmast und diese beiden versorgen zusammen, indem sie einen großen Anastomosenbogen mit einander bilden, den ganzen Mitteldarm. Eine selbständige Mitteldarmarterie fehlte somit bei dem von mir untersuchten Exemplare. Die Verästelungsweise des Tr. coeliacus ist eine ähnliche wie bei Ameiva

vulgaris, nur ist hier auch sowie bei Acranthus viridis die erste Arterie des großen Magenbogens der erste Ast des Tr. coeliacus, so dass die A. lienalis als zweiter Ast abgeht. Wo die A. hepatica entspringt und welchen Verlauf sie nimmt, habe ich leider nicht herausbringen können. Unmittelbar caudal vom Ursprunge des Tr. coeliacus aus der Aorta fand sich nun bei dem zuerst von mir untersuchten, ziemlich ausgewachsenen Exemplare eine kegelförmige Ausbuchtung der Aortenwand (Fig. 13 *x*), und in der Fortsetzung derselben rechts an der A. coecalis vorbeiziehend, ein Bindegewebsstrang. Es lag nun schon nahe, diese kegelförmige Ausbuchtung der Aorta und den anschließenden Bindegewebsstrang als Rest eines embryonalen Gefäßes, also jedenfalls der A. omphalo-mesenterica, anzusehen[1]. Und die Richtigkeit dieser Ansicht wurde bestätigt, nachdem ich Gelegenheit gehabt hatte, ein junges, jedenfalls kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Eie, getödtetes Exemplar von Teju zu untersuchen, bei welchem die A. omphalo-mesenterica noch nicht obliterirt war, die Verhältnisse sich aber sonst ganz ähnlich zeigten wie bei dem zuerst untersuchten Exemplare.

Die Verhältnisse der Darmarterien, wie ich sie bei Teju fand, lassen sich nun, wie ich glaube, in ziemlich einfacher Weise von den bei Ameiva vulgaris gefundenen ableiten. Zweifellos ist auch bei dieser Form, wie wahrscheinlich bei allen übrigen Sauriern mit ähnlichen Ursprungsverhältnissen der drei großen Darmarterien, nachdem sich die sekundären Abspaltungsvorgänge des Tr. coeliacus und der A. coecalis vollzogen haben, die A. omphalo-mesenterica, wie dies auch schon Rathke auf Grund einiger Beobachtungen annimmt, ein Zweig der Mitteldarmarterie oder wie bei Chamaeleo gracilis eines ihrer Äste. Nachdem nun die Mitteldarmzweige des Tr. coeliacus und der A. coecalis verhältnismäßig stark entwickelt sind und die Mitteldarmarterienzweige ja auch unter einander zusammenhängen, so dass eigentlich entlang dem ganzen Mitteldarm eine Anastomosenkette besteht (vgl. Fig. 9 Taf. V), so ist es recht leicht vorstellbar, dass, indem sich die Mitteldarmzweige des Tr. coeliacus und der A. coecalis noch mehr erweitern, die Mitteldarmzweige zwischen der früher erwähnten Anastomosenkette und der Abgangsstelle der A. omphalo-mesenterica zu Grunde gehen und dass so nach der post partum erfolgenden Obliteration dieser Arterie nur der Tr. coe-

[1] Ähnliche kegelförmige Ausbuchtungen kommen zum Beispiel bei Varaniden an den beiden A. pulmonales an der Abgangsstelle der Ligamenta Botalli vor.

liacus und die A. coecalis, deren Versorgungsgebiet jetzt auch den ganzen Mitteldarm umfasst, zurückbleiben.

Diese Erklärungsweise scheint mir noch an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen durch die Angaben, die RATHKE über die Darmarterien von Teju macht und die von meinen Angaben etwas abweichen. Danach scheint nämlich Teju gelegentlich auch eine Mitteldarmarterie zu besitzen. RATHKE hat sie wenigstens, wie er angiebt, bei einem älteren und bei einem ganz jungen Exemplare, bei welch letzterem die A. omphalo-mesenterica von ihr abzweigte, gesehen. Das Vertheilungsgebiet dieser Arterie schien jedoch ein sehr beschränktes zu sein, da RATHKE schreibt, dass der Tr. coeliacus nahezu die erste Hälfte, die A. coecalis aber das letzte Viertel des Mitteldarmes versorgte, so dass für die Verzweigungen der Mitteldarmarterie nur ein Viertel der Länge des Mitteldarmes übrig blieb. Es begreift sich also, dass gelegentlich die Mitteldarmäste des Tr. coeliacus und der A. coecalis das Übergewicht erlangen und die peripheren Verzweigungen der Mitteldarmarterie mit Hilfe der vorhandenen Anastomosen an sich reißen.

Iguanidae.

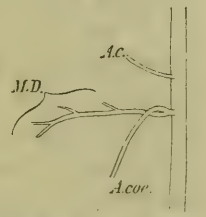
Bei den Iguaniden begegnen uns wieder recht verschiedenartige, zum Theile neue Ursprungs- und Vertheilungsverhältnisse der Darmarterien.

Den ursprünglichsten Verhältnissen begegnen wir bei Phrynosoma aculeatum, und mit ihm stimmt nach der Beschreibung RATHKE's Phrynosoma Harlanii in den wesentlichsten Punkten überein. Phr. aculeatum besitzt außer einer A. gastrica, die bei Phr. Harlani fehlen soll, eine A. coeliaca, eine A. mesenterica communis und eine kleine A. mesenterica posterior. Wir sehen also hier, was zunächst Zahl und Abgangsverhältnisse der Darmarterien anbelangt, Verhältnisse wie bei Hatteria wiederkehren. Das Vertheilungsgebiet der A. coeliaca ist auch dasselbe wie dort, nur geht diese Arterie relativ weiter cranialwärts aus der Aorta ab und kann sich daher dem großen Magenbogen früher anschließen, was zur Folge hat, dass die Äste für denselben einzeln abgehen, während bei Phr. Harlani ein ähnliches Verhalten zu bestehen scheint wie bei Hatteria, da RATHKE für diese Form von einer Theilung der A. coeliaca in zwei Äste spricht. Die A. mesenterica communis theilt sich nahe ihrem Ursprung in die A. coecalis und die Mitteldarmarterie. Dabei geht die A. coecalis aus dem linken Abschnitte der Cirkumferenz dieses Gefäßstammes hervor. A. coeliaca, Mitteldarmarterie

und A. coecalis stehen durch in der Nähe des Darmrohres befindliche Anastomosen unter einander in Verbindung.

An die Verhältnisse dieser beiden Formen schließen sich die des von mir untersuchten Exemplars von Polychrus marmoratus an. Leider war dasselbe (ein Alkoholexemplar) nur unvollkommen injicirt worden und so konnte ich nur die gröbsten, die A. coeliaca und A. mesenterica communis betreffenden Verhältnisse feststellen, wie sie in nebenstehender Fig. 12 dargestellt sind. Die A. mesenterica communis theilt sich nahe ihrem Ursprung in die A. coecalis und die Mitteldarmarterie, so dass die erstere aus dem cranialen Abschnitte des Umfanges der A. mesenterica communis hervorgeht. Dieses eigenthümliche Abgangsverhältnis, welches dazu führt, dass die Wurzel der A. coecalis die Wurzel der Mitteldarmarterie überkreuzt, erzeugt den Eindruck, als wäre die A. mesenterica communis entgegen der Bewegungsrichtung des Zeigers einer Uhr um ihre Längsachse gedreht worden. Die Bedeutung dieses Befundes liegt mit Rücksicht auf das über die Abspaltung der A. coecalis von der A. mesenterica communis bei Embryonen von Anguis fragilis Gesagte klar, gewinnt aber noch an Interesse, wenn ich die von Rathke über Polychrus marmoratus gemachten Angaben anführe. Rathke fand nämlich bei einem Exemplar dieser Art A. coecalis und Mitteldarmarterie getrennt von einander, die erstere vor der letzteren aus der Aorta entspringend und sich in gewöhnlicher Weise überkreuzend. Es kommt also auch bei Polychrus gelegentlich zu einer vollständigen Abspaltung der A. coecalis, die bei dem von mir untersuchten Exemplar zwar begonnen, aber noch nicht vollendet war. Bei einem zweiten Exemplar derselben Saurierform fand Rathke aber auch noch, dass außer der A. coecalis zwei Mitteldarmarterien mit selbständigem Ursprung aus der Aorta vorhanden waren. Es muss also bei diesem Exemplare während der Entwicklung nach vollzogener Abspaltung der A. coecalis sich auch noch der erste Ast der Mitteldarmarterie mit seinem Ursprung bis auf die Aorta herab verschoben haben. Bezüglich des Verbreitungsgebietes der A. coeliaca bei Polychrus giebt Rathke an, dass ihre Darmzweige auf den Magen beschränkt seien. An die Verhältnisse bei dem ersten von Rathke untersuchten Exemplare von Polychrus schließen sich nach der Beschreibung desselben Autors die Verhältnisse der Darmarterien von

Fig. 12.



A.c A. coeliaca, *A.coe* A. coecalis, *M.D* Mitteldarmarterien.

Ecphymotes torquatus und Doryphorus azureus an, die alle beide eine A. coeliaca und sich überkreuzende Mitteldarmarterie und A. coecalis besitzen. Bei der ersteren Form besitzt die Enddarmarterie einen Mitteldarmast, bei der letzteren nicht.

Ein von mir untersuchtes Exemplar von Sceleporus acanthinus (Fig. 10 Taf. V) steht, was die Abgangsverhältnisse der A. coecalis und der Mitteldarmarterie anbelangt, gewissermaßen in der Mitte zwischen den Verhältnissen, welche diese beiden Formen und welche das von mir untersuchte Exemplar von Polychrus darbieten. Hier entspringen nämlich diese beiden Arterien zwar schon getrennt von einander aus der Aorta, aber doch so nahe von einander, dass sich die Wandungen ihrer Wurzeln berühren. Die A. coecalis entspringt dabei natürlich wieder cranial von der Mitteldarmarterie und überkreuzt dieselbe an ihrer linken Seite. Die Verlaufs- und Vertheilungsverhältnisse der A. coeliaca sind aus Fig. 10 ersichtlich. Sie giebt zwei Milzarterien ab und entlässt, wie die A. coecalis, auch einen Mitteldarmast, der sich mit dem benachbarten Ast der Mitteldarmarterie in Verbindung setzt.

Eine andere Ausgangsform wie für die eben geschilderten Formen besteht für die Verhältnisse von Anolis und Iguana, wo wieder die Verhältnisse bei der ersteren Form als die einfacheren zu den Verhältnissen bei der letzteren Form hinüberleiten.

Anolis carolinensis (Fig. 11 Taf. V) besitzt außer zwei kleinen A. gastricae und einer kleinen A. mesenterica posterior zwei große Darmarterien in Form einer A. mesenterica communis, die als erste und eines Tr. coeliacus, der als zweiter abgeht, wobei der letztere die erstere an ihrer linken Seite überkreuzt. Diese Form leitet sich also jedenfalls eben so wie Anolis alligator, bei welchem nach Rathke dieselben Verhältnisse der beiden großen Darmarterien vorliegen, von einer Form mit A. coeliaco-mesenterica ab. Der Tr. coeliacus, welcher caudal vom Magen aus der Aorta entspringt, wendet sich schief cranialwärts gegen den pylorischen Theil des großen Magenbogens und giebt dabei eine Reihe nahezu parallel aufsteigender Arterien an denselben ab. Von den beiden ersten dieser Reihe erhält die Milz je einen Zweig. Die Fortsetzung des Tr. coeliacus bildet sein Mitteldarmast. Etwa an der Grenze zwischen mittlerem und drittem Drittel des Magens entsendet der Tr. coeliacus die Arterie des kleinen Magenbogens, die von ihrem aufsteigenden Aste ziemlich weit cranialwärts die A. hepatica entlässt. Die A. mesenterica communis entlässt nahe ihrem Ursprung die A. coecalis,

die sich in einen Mittel- und einen Enddarmast gabelt. Ersterer anastomosirt mit dem benachbarten Aste der Mitteldarmarterie, während letzterer mit der A. mesenterica posterior zusammenhängt. Die Mitteldarmarterie entlässt in ziemlich gleichmäßigen Zwischenräumen im Ganzen fünf Äste ab, während ihre Fortsetzung den sechsten Mitteldarmarterienast bildet.

Bei Iguana tubercolata (Fig. 14 Taf. VI) erscheint wieder auch die A. coecalis noch von der A. mesenterica communis abgespalten, und wir finden daher bei dieser Form außer zwei bis drei kleineren A. gastricae und einer A. mesenterica posterior (Rathke hat bei einem Exemplar zwei gefunden) drei große Darmarterien, von denen als erste die A. coecalis, dann rechts an dieser vorbeiziehend die Mitteldarmarterie und als letzte, die beiden anderen an ihrer linken Seite überkreuzend, der Tr. coeliacus abgeht. Dieser Gefäßstamm zeigt (vgl. Fig. 14 Taf. VI) rücksichtlich seiner Verästelung ähnliche Verhältnisse wie bei Anolis, nur besitzt die Arterie keinen eigentlichen Mitteldarmast, da die Verbindung des am großen Magenbogen hinziehenden Endastes des Tr. coeliacus mit dem ersten Aste der Mitteldarmarterie am Pylorus erfolgt. Außer zahlreichen Zweigen zum großen Magenbogen finde ich zwei A. lienales direkt aus dem Tr. coeliacus entspringen. Ihren Ast für den kleinen Magenbogen entlässt diese Arterie am unteren Ende des zweiten Drittels der Länge des Magens. Er theilt sich am kleinen Magenbogen in einen auf- und einen absteigenden Ast, welch letzterer am Pylorustheile des Magens mit einem ihm entgegenkommenden Magenzweig zusammentrifft, welch letzterer aus der dem ersten Mitteldarmarterienaste entstammenden A. hepatica hervorgeht. Die Mitteldarmarterie bildet im Ganzen vier größere Äste, von denen der letzte die Fortsetzung des Hauptstammes bildet. Diese Äste sowie einzelne ihrer Zweige bilden sowohl unter einander als mit dem Mitteldarmaste der A. coecalis im Gekröse nahe dem Darm festonartige Anastomosen. Die A. coecalis theilt sich in zwei Zweige. Der craniale von ihnen gabelt sich wieder in einen Zweig, der die Anastomose mit der Mitteldarmarterie bildet und in einen zweiten Zweig, der Ästchen an das Cöcum und an das Endstück des Mitteldarmes abgiebt und dann mit dem ersten Zweig anastomosirt. Der caudale Zweig der A. coecalis entsendet eine Reihe von Zweigen ans Cöcum, steigt dann am Enddarm entlang ab und giebt dabei außer kleineren Zweigen einen starken Ast ab, der in das Zwischengekröse jener Enddarmschlinge, welche bei Iguana tubercolata typisch vorzukommen

scheint, eindringt und der die beiden Schenkel dieser Schlinge mit Zweigchen versorgt. Die A. mesenterica posterior entspringt aus der Aorta an der Abgangsstelle der beiden A. ischiadicae. Sie verläuft, am Enddarme angelangt, rückläufig an demselben empor. RATHKE's Beschreibung der Darmarterien von Iguana bezieht sich nur auf die gröberen Verhältnisse derselben und stimmt mit meinen Befunden überein. Nur erwähnt dieser Autor bloß eine A. lienalis, wie für sämmtliche von ihm untersuchten Saurier, was, wie ich gezeigt habe, durchaus nicht zutrifft. Ferner giebt er an, dass sich bei zwei Exemplaren die Zweige des Tr. coeliacus bis zur Cardia erstreckt hätten.

Agamidae.

Phrynocephalus mystaceus (Fig. 15 Taf. VI) zeigt einen Abgangstypus seiner Darmarterien, der dem bei den Sepidae beobachteten ähnlich ist. Außer vier bis fünf kleinen, die Cardiagegend versorgenden A. gastricae und einer A. mesenterica posterior finde ich bei dieser Form eine A. coeliaca als erste große Arterie, dann die A. coecalis in mäßiger Entfernung caudal von ihr und als letzte in geringer Entfernung von der A. coecalis, dieselbe an ihrer rechten Seite überkreuzend, die Mitteldarmarterie abgehen. Die A. coeliaca zieht in schiefer Richtung gegen den pylorischen Theil des großen Magenbogens und giebt unterwegs eine Anzahl von Zweigen an diesen, sowie eine A. lienalis ab. Ihr schwacher Endzweig folgt dem pylorischen Theile des großen Magenbogens bis zum Pylorus und setzt sich als ganz schwacher Zweig über denselben hinaus auf das Anfangsstück des Mitteldarmes fort. Die Arterie des kleinen Magenbogens verlässt die A. coeliaca in einiger Entfernung cranial vom Pylorus und theilt sich in einen kurzen absteigenden und einen langen aufsteigenden Ast, die beide die dem kleinen Magenbogen angrenzenden Partien der Magenwand versorgen. Die Mitteldarmarterie bildet im Ganzen sechs Äste, deren letzter, ihre Fortsetzung bildend, mit einem schwachen Mitteldarmaste der A. coecalis anastomosirt. Einzelne Äste der Mitteldarmarterie stehen dem Darme entlang ebenfalls durch Anastomosen mit einander in Verbindung. Bemerkenswerth ist die Vertheilungsweise des ersten Mitteldarmarterienastes. Derselbe theilt sich nämlich in einen enddarmwärts und in zwei magenwärts ziehende Zweige. Die letzteren beiden versorgen das Anfangsstück des Mitteldarmes in der Weise, dass der eine Zweig (*a*) auf die linke Wandpartie dieses Darmstückes übergeht

und hier mit dem schwachen Mitteldarmaste der A. coeliaca anastomosirt, während der andere Zweig (*b*), mehr dem dorsalen Umfange des Darmes folgend, diesen und den rechtsseitigen Theil seiner Wandung versorgt, zugleich aber auch einen Ast abgiebt, der sich, nachdem er das Pankreas passirt hat, an den Ductus choledochus anlegt und zur Leber zieht. Die A. coecalis zeigt das gewöhnliche Verhalten und anastomosirt caudalwärts mit der A. mesenterica posterior.

Phrynocephalus caudivolvulus unterscheidet sich nach den Angaben Rathke's nicht nur von Phr. mystaceus, sondern auch von allen anderen bis jetzt untersuchten Sauriern dadurch, dass bei ihm zwar auch drei große Darmarterien vorhanden sind, die aber, wie Rathke angiebt, der Reihe nach abgehen sollen, das heißt die A. coeliaca als erste, die Mitteldarmarterie als zweite, die A. coecalis aber als dritte. Ich muss bekennen, dass ich dieser Angabe Rathke's ein gewisses Misstrauen entgegenbringe, weil ich nicht glaube, dass zwei Arten einer und derselben Gattung so sehr abweichende Befunde darbieten werden wie dies, wenn Rathke's Angaben den Thatsachen entsprechen würden, bei Phrynocephalus der Fall wäre. Im Übrigen erwähnt Rathke rücksichtlich dieser Form noch, dass sich bei ihr die A. coeliaca nahe ihrem Ursprunge in drei Äste theile, dass die Mitteldarmarterie mit ihren Zweigen bis an den Enddarm heranreiche und dass die A. coecalis mit ihrem Verbreitungsgebiet auf den Enddarm beschränkt sei. Außerdem bestehen zwei A. mesentericae posteriores.

Von Agama inermis konnte ich zwei Exemplare untersuchen, von denen das eine, wie mir Werner mittheilte, als typisch bezeichnet werden konnte, während das andere, etwas abweichend gestaltet, der Agama pallida ähnlich sah. Die Darmarterien dieses zweiten Exemplars nun stimmten in jeder Beziehung bis auf Einzelheiten mit den bei Phrynocephalus mystaceus gefundenen Verhältnissen überein. Das erste Exemplar dagegen zeigte (vgl. Fig. 16 Taf. VI) etwas abweichende Verhältnisse. Zwar stimmten die Ursprungsverhältnisse der großen Darmarterien, neben denen noch zwei kleine A. gastricae und eine A. mesenterica posterior bestehen, mit den bei dem ersten Exemplare gefundenen überein, und zeigt auch die A. coeliaca fast die gleichen Vertheilungsverhältnisse wie dort, nur dass sie keinen Mitteldarmast besitzt. Auch ist der Verästelungstypus der Mitteldarmarterie, welche fünf größere Äste bildet, ein ganz ähnlicher. Ihr erster Ast jedoch theilt sich nur in zwei Zweige, in einen magenwärts auf- und einen absteigenden Ast. Der erstere

entspricht rücksichtlich seiner Vertheilung in der Darmwand und mit Rücksicht darauf, dass er die A. hepatica entlässt, ganz dem Zweige des ersten Mitteldarmarterienastes von Phr. mystaceus, der mit *b* (vgl. pag. 255) bezeichnet wurde. Die A. coecalis zieht, eine Strecke weit leicht geschlängelt der Mitteldarmarterie parallel, cranial von ihr durchs Gekröse. In der Gegend, wo die Verästelung der Mitteldarmarterie beginnt, theilt sie sich in zwei unter rechtem Winkel vom Hauptstamme aus einander gehende Zweige. Der absteigende von den beiden entspricht in seiner Vertheilung der A. coecalis von Phr. mystaceus, der aufsteigende aber wendet sich gegen das Anfangsstück des Dünndarmes und vertheilt sich hier wie der Zweig *a* von Phr. mystaceus und unterscheidet sich von ihm nur in so fern, dass er keine Anastomose mit der A. coeliaca bildet. Wir sehen somit bei Agama inermis (typica) wieder ein neues Verhalten der den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes versorgenden Äste, welches nun bei einigen anderen Agamen wiederkehrt.

So zeigt Agama sanguinolenta in dieser Beziehung sowie auch rücksichtlich aller anderen Verhältnisse seiner Darmarterien die größte Übereinstimmung mit dem typischen Exemplar von Agama inermis. Auch an einem Spiritusexemplar von A. colonorum[1], dessen Arterien nicht injicirt waren, konnte ich ähnliche Ursprungsverhältnisse der großen Darmarterien und einen Mitteldarmast der A. coecalis nachweisen, der die Mitteldarmarterie an ihrer linken Seite überkreuzend, zum Anfangsabschnitt des Mitteldarmes gelangte.

Agama mutabilis wurde von Rathke untersucht und hier ebenfalls drei große Darmarterien vorgefunden, über deren Ursprungsverhältnisse der Autor jedoch nichts Näheres angiebt. Diese Form besitzt zwei A. mesentericae posteriores.

Von Uperanodon pictum (Calotes pictus) giebt Rathke an, dass nur eine A. coeliaco-mesenterica wie bei Lacerta vorhanden ist. Ähnliche Verhältnisse nun, wie sie diese Form darbietet, dürften für die Entwicklung der bei den nun zu besprechenden Agamiden gefundenen Verhältnisse als Ausgangspunkt angenommen werden können.

Uromastix spinipes besitzt eine ganze Reihe kleinerer A. gastricae, die den ganzen cranialen Theil des Magens versorgen. A. coecalis und Truncus coeliacus entspringen auf gleicher Höhe neben einander aus der Aorta, die letztere linkerseits von der ersteren.

---

[1] Rathke erwähnt zwar diese Form, giebt jedoch über ihre Darmarterien nichts Näheres an.

Die Mitteldarmarterie hat ihren Ursprung eine ziemliche Strecke weiter caudalwärts. Endlich besteht noch eine A. mesenterica posterior, die mit der A. coecalis anastomosirt. Der Tr. coeliacus zeigt ganz ähnliche Vertheilungsverhältnisse wie die A. coeliaca von Phr. mystaceus und anastomosirt auch mit einem Zweig des ersten Mitteldarmarterienastes, entlässt aber im Ganzen vier A. lienales. Die A. coecalis zeigt das gewöhnliche Ausbreitungsverhältnis und anastomosirt auch mit dem letzten Aste der Mitteldarmarterie. Diese bildet vier größere Äste, so zwar, dass der vierte in ihrer Fortsetzung weiter verläuft. Alle diese vier Äste bilden nicht nur unter einander arkadenförmige Anastomosen, sondern es stehen auch einzelne ihrer Zweige durch solche mit einander in Verbindung. Einen bemerkenswerthen Verzweigungstypus zeigt der erste Ast der Mitteldarmarterie in so fern, als die von ihm abgehende Leberarterie in ziemlicher Entfernung vom Pylorus an der linken Seite des Darmes vorbeizieht, um sich später dem Ductus choledochus anzuschließen. Auch giebt dieser Mitteldarmast zwei Zweige für den Beginn des Mitteldarmes ab, von denen der eine mehr die rechte, der andere aber, welcher mit dem Tr. coeliacus anastomosirt, mehr die linke Wandpartie dieses Darmabschnittes versorgt. Rathke giebt von U. spinipes nur an, dass die A. coecalis sich mit ihrer Verzweigung auch über einen kleinen Theil des Mitteldarmes erstrecke.

Uromastix Hardwickii (Fig. 17 Taf. VI) zeigt ähnliche Verhältnisse. Eine wesentliche Abweichung besteht nur darin, dass zwei Magenäste, die bei Uromastix spinipes noch vom Tr. coeliacus abgehen, hier mit ihrem Ursprunge auf die Aorta übergerückt sind und also selbständige A. gastricae darstellen, während die Zahl der übrigen A. gastricae vermindert erscheint. Ferner sind nur zwei A. lienales vorhanden, von denen die eine aus dem Tr. coeliacus, die andere aus der cranialer entspringenden von den beiden früher erwähnten A. gastricae stammt. Weiter entspringt die A. coecalis ein kleines Stück weiter cranial als der Tr. coeliacus, und endlich hat sich der erste mächtigste Ast der Mitteldarmarterie von seinem Mutterstamm abgespalten und ist mit seinem Ursprung auf den Aortenstamm heraufgerückt. Diese Thatsache des Vorhandenseins zweier getrennt von einander aus der Aorta entspringender Mitteldarmarterien erwähnt bereits Rathke. Zugleich giebt dieser Autor an, dass bei seinem Exemplar auch der Tr. coeliacus doppelt war und vor der A. coecalis und den Mitteldarmarterien entsprungen sei.

Rücksichtlich des Ursprunges ihrer großen Darmarterien würde

sich nach den Angaben Rathke's Grammatophora ornata an Uromastix spinipes anschließen. Bei dieser Form geht nämlich der Tr. coeliacus zwischen den beiden anderen Arterien ab und besitzt die A. coecalis, die als erste in der Reihe entspringt, keinen Mitteldarmast.

Auch bei Stellio vulgaris (Fig. 18 Taf. VI) entspringt der Tr. coeliacus zwischen A. coecalis und Mitteldarmarterie, aber die Vertheilung dieser Arterien erfolgt in einer ähnlichen Weise wie bei dem typischen Exemplar von Agama inermis und der A. sanguinolenta. Nur besitzt Stellio nur eine A. gastrica und anastomosirt bei ihm der die A. hepatica abgebende Ast der Mitteldarmarterie mit einem Zweigchen des Tr. coeliacus. Eine Theilung des Tr. coeliacus in zwei Äste, wie sie Rathke erwähnt, war in meinen beiden Exemplaren nicht zu sehen. Dagegen hat Rathke im Übrigen die Darmarterien dieser Form so beschrieben, wie auch ich sie sehe, selbst der zum Anfangsstück des Mitteldarmes hinziehende Ast der A. coecalis war ihm bereits bekannt, nur von dem Vorhandensein einer A. mesenterica posterior erwähnt er nichts.

Calotes jubatus zeigt ähnliche Ursprungsverhältnisse seiner großen Darmarterien wie Stellio, nur entspringt die A. coecalis relativ weiter cranial vom Tr. coeliacus. Der letztere zeigt eine deutliche Theilung in einen am großen Magenbogen aufsteigenden und einen die A. lienalis abgebenden, absteigenden Ast, der, bevor er den Magen kreuzt um als Arterie des kleinen Magenbogens zu endigen, noch zwei kleine Äste zum Pylorustheile des großen Magenbogens abgiebt. Die A. coecalis giebt einen Ast für den Anfangsabschnitt des Mittaldarmes ab wie bei Stellio, ist aber im Übrigen mit ihren Verzweigungen auf den Enddarm beschränkt. Die Mitteldarmarterie theilt sich nahe ihrem Ursprunge in zwei Äste, die sich, in der Nähe des Darmes angelangt, dann weiter theilen. Der magenwärts gelegene von diesen Ästen entsendet die rechts am Darm vorbeiziehende A. hepatica. A. gastricae, welche die Cardiagegend des Magens versorgten, fand ich im Ganzen vier.

Amphibolurus villosus und decresus zeigen übereinstimmende Verhältnisse was die Abgangsweise und die Vertheilung ihrer großen Darmarterien anbelangt. Die Ursprünge des Tr. coeliacus, der A. coecalis und der Mitteldarmarterie, die in derselben Reihenfolge wie bei Stellio entspringen, liegen bei beiden Formen einander sehr nahe. Der Tr. coeliacus ist bei Amphibolurus villosus, abgesehen von seinen Milzzweigen, deren er drei abgiebt, während ein vierter aus seinem

ersten Magenzweig entspringt, mit seinen Zweigen auf den Magen beschränkt, der nur noch in der Cardiagegend zwei Paare kleiner A. gastricae erhält. Er verläuft dem großen Magenbogen entlang bis zum Pylorus, um rechts von demselben in die Arterie des kleinen Magenbogens überzugehen. Die A. coecalis entlässt wie bei Stellio einen Ast, der, die drei Äste der Mitteldarmarterie kreuzend, an den Anfangsabschnitt des Mitteldarmes, ihn mit Zweigchen versorgend, gelangt und von hier aus dann die A. hepatica entsendet. Diesen Ast finde ich auch bei Amph. decresus. Er anastomosirt bei A. villosus mit dem benachbarten Ast der Mitteldarmarterie, eben so wie dieser auch wieder mit seinen Nachbarn durch eine Anastomose verbunden ist, während die beiden folgenden Äste wieder unter einander und der letzte Ast mit dem Mitteldarmaste der A. coecalis anastomosiren. A. villosus besitzt dann noch eine stärkere craniale und eine schwächere caudale A. mesenterica posterior, die unter einander und mit der A. coecalis eine am Enddarm hinziehende Anastomosenkette bilden.

Leiolepis guttatus verhält sich bezüglich seiner großen Darmarterien ganz ähnlich wie A. villosus, nur besitzt die A. coecalis bei dieser Form außer dem Ast für den Beginn des Mitteldarmes keinen anderen Mitteldarmast.

Auch Bronchocoele jubata dürfte nach Rathke's Beschreibung hier anschließen, wenigstens sind die Abgangsverhältnisse der großen Darmarterien die gleichen wie bei Leiolepis und ist auch der Zweig für den Anfang des Mitteldarmes aus der A. coecalis vorhanden. Die A. lienalis soll vom Stamme des Tr. coeliacus entspringen.

Ob Draco viridis sich rücksichtlich der Verhältnisse seiner Darmarterien an die eben angeführten oder an die nun folgenden Formen anschließt, ist aus der Beschreibung Rathke's nicht ersichtlich, da über die Reihenfolge des Ursprunges der großen Darmarterien nichts ausgesagt ist. Jedoch findet sich auch hier wieder der Ast der A. coecalis für den Anfang (erstes Drittel) des Dünndarmes. Da nun Rathke auch angiebt, dass die Mitteldarmarterie mit ihrer Verzweigung bis an den Magen heranreicht, so ist vielleicht bei diesem Thier die Arterienversorgung des Anfangs vom Mitteldarm eine ähnliche wie bei Stellio vulgaris, doch soll der Tr. coeliacus keinen Mitteldarmast abgeben.

Bei Cerratophora Stodarti ist der Tr. coeliacus der zuletzt entspringende von den drei großen Darmarterienstämmen, die A. coecalis aber der erste. Der Tr. coeliacus theilt sich hier nahe

seinem Ursprunge in zwei Äste, die, da der Ursprung der Arterie sich caudal von der Gegend des Pylorus befindet, beide zum Magen aufsteigen. Der eine Ast gehört ausschließlich dem großen Magenbogen an, während der andere nach Abgabe einer kleinen Milzarterie und eines Pylorusastes den kleinen Magenbogen gewinnt und sich hier vertheilt. Die Mitteldarmarterie bildet einen relativ langen Stamm, der in mäßiger Entfernung vom Darme in seine Zweige zerfällt. Die A. coecalis zieht geraden Weges gegen das Cöcum. Sie giebt zuerst einen Ast an das Endstück des Mitteldarmes und dann einen Zweig ab, der sich in einen Ramus coecalis und einen Ast für den Anfang des Mitteldarmes theilt; letzterer überkreuzt daher den eigentlichen Mitteldarmast der A. coecalis, sowie die Mitteldarmarterie, um an seinen Bestimmungsort zu gelangen. Er entlässt wie bei Amphibolurus die A. hepatica.

Ähnliche Ursprungsverhältnisse der großen Darmarterien, wie sie bei Cerratophora vorkommen, fand Rathke bei Lophyrus tigrinus, nur fehlen hier die beiden aus der A. coecalis entspringenden Äste für den Mitteldarm und der Tr. coeliacus verbreitet sich auch noch über das erste Drittel des Dünndarmes. Die A. lienalis ist ein Ast des Tr. coeliacus. Ferner bestehen bei Lophyrus zwei A. mesentericae posteriores.

Lophiura amboinensis (Fig. 19 Taf. VII) zeigt wieder in so fern ein neues Verhalten der Ursprünge der Darmarterien, als dieselben zwar in derselben Reihenfolge wie bei Cerratophora und Lophyrus abgehen, ihre Ursprünge aber nicht mehr dem Aortenstamme, sondern dem Endstück der linken Aortenwurzel angehören. Dadurch leiten die Verhältnisse dieser Form zu denen hinüber, wie sie zuerst von Corti (1), dann von Rathke (12) für die Varaniden beschrieben wurden. Wie aus der Fig. 19 (Taf. VII) ersichtlich, liegen die Ursprünge der drei großen Darmarterien einander sehr nahe und unmittelbar cranial von ihnen sieht man ein ganzes Büschel von Arterien für die Cardia und den angrenzenden Theil des Ösophagus entspringen. Der Tr. coeliacus folgt, nachdem er die beiden anderen Arterien überkreuzt hat, dem großen Magenbogen, den er mit Zweigen versorgt, auch giebt er drei kleine Milzarterien und in der Fortsetzung seiner Verlaufsrichtung einen Ramus pyloricus ab. Seine Fortsetzung passirt umbiegend die rechte Seite des Magens und endigt als Arterie des kleinen Magenbogens. Die Mitteldarmarterie bildet eben so wie die A. coecalis einen langen Stamm, der ungetheilt bis zu der Stelle hinzieht, an welcher die Schleife des Mittel-

darmes gedreht und durch das craniale Stück des Enddarmes von links her gedeckt ist. Hier theilt sie sich in zwei Äste, von denen der eine sich nach kurzem Verlaufe wieder gabelt. Von dem dem Cöcum näher gelegenen Zweig dieses Astes geht ein Zweig ab, der dem Endstücke des Mitteldarmes entlang laufend, bis zum Cöcum reicht, ohne jedoch Zweige an dasselbe abzugeben. Der andere Ast der Mitteldarmarterie entsendet wieder einen Zweig, der magenwärts aufsteigend, den Beginn des Mitteldarmes nicht erreicht. Die A. coecalis gabelt sich in einiger Entfernung vom Cöcum in einen starken, das Cöcum und den Enddarm versorgenden Ast, und in einen schwächeren Ast, der das Anfangsstück des Dünndarmes versorgt. Über die Abgangsverhältnisse der Leberarterie dieser Form vermag ich leider keine näheren Angaben zu machen. Da das Überrücken der Ursprünge der großen Darmarterien auf die linke Aortenwurzel bei Lophiura wahrscheinlich in ganz ähnlicher Weise erfolgt wie bei den Varaniden, so verweise ich bezüglich dieses Gegenstandes auf das, was ich gelegentlich der Besprechung dieser Formen über denselben Vorgang sagen werde.

Monitoridae.

Bei dieser Familie der Saurier, deren einzelne Formen sich rücksichtlich ihrer Darmarterien mehr oder weniger übereinstimmend zeigen, so zwar, dass sich beispielsweise die Verbreitungsverhältnisse des Tr. coeliacus und der bei den untersuchten Formen stets in der Einzahl vorhandenen A. gastrica fast gleich bleiben, finde ich bei einem jungen Exemplare von Varanus niloticus Verhältnisse, die, wenn auch hochgradig abgeändert, doch noch Anklänge an die lacertaähnlichen Verhältnisse, die für die Darmarterienverhältnisse der Monitoridae den Ausgangspunkt gebildet haben dürften, darbieten.

Varanus niloticus (Fig. 20 Taf. VII) besitzt nämlich außer einer A. gastrica, die von der linken Aortenwurzel entspringt, eine etwas caudal und links ganz nahe von ihr entspringende A. coeliacomesenterica. Diese bildet nur einen ganz kurzen Stamm, um sich dann in zwei im Mesenterialbande eingeschlossene, einander dicht anlagernde, schwer von einander zu trennende Zweige zu theilen, die sich erst in ziemlicher Entfernung von ihrem Ursprunge auch äußerlich deutlich von einander trennen. Der im Gekrösbande cranialer gelegene von den beiden ist die Mitteldarmarterie. Diese theilt sich unter einem sehr spitzen Winkel wieder in zwei Äste, die,

unter einander zusammenhängend, einen Arterienbogen bilden, von dem die zahlreichen kleinen Mitteldarmarterienästchen abgehen. Der caudale von diesen beiden Ästen, der caudalwärts mit dem Mitteldarmaste der A. coecalis anastomosirt, bildete beim Embryo den Stamm der A. omphalo-mesenterica, da an ihm noch ein kleiner mit einem am Gekröse haftenden Dottersackrest in Verbindung stehender, wegsam gebliebener Rest dieser Arterie hängt. Der zweite aus der A. coeliaco-mesenterica hervorgehende Arterienstamm theilt sich in derselben Höhe wie die Mitteldarmarterie ebenfalls in zwei Äste. Der eine davon ist die A. coecalis, die, wie schon erwähnt, einen Mitteldarmast abgiebt. Der andere aber ist als Tr. coeliacus zu bezeichnen. Er kreuzt die Theilungsstelle der Mitteldarmarterie und gabelt sich hierauf in zwei Zweige. Der eine von diesen geht an den großen Magenbogen und versorgt die in seiner Nachbarschaft befindlichen Theile der Magenwand, so weit sie nicht von der A. gastrica versorgt werden. Der andere Zweig geht zum kleinen Magenbogen und entsendet von hier aus ein Zweigchen zur Leber.

Auch Rathke hat Varanus niloticus untersucht, doch giebt er nichts darüber an, dass sich bei dieser Form der Tr. coeliacus anders verhalten hätte als bei den anderen Varaniden. Dies mag nun vielleicht daran gelegen sein, dass der Tr. coeliacus bei V. niloticus nicht immer die an meinem Exemplar gefundenen Verhältnisse darbietet und Rathke vielleicht ein Exemplar vor sich hatte, bei welchem der Tr. coeliacus ähnliche Verhältnisse darbot wie bei anderen Varaniden.

Ich glaube nun nicht, dass die A. coeliaco-mesenterica von V. niloticus von vorn herein beim Embryo von der linken Aortenwurzel entspringt und so kurz ist wie später. Ich habe vielmehr die Überzeugung, dass dieses Gefäß auch bei dieser Form ursprünglich aus dem Aortenstamm entsprang und bis über die Abgangsstelle des Tr. coeliacus hinaus noch einheitlich war; dass es aber dann zunächst zu einer Abspaltung der Mitteldarmarterie kam, die, da der Tr. coeliacus seinen primären Ursprung von dem cranialen Theil der Cirkumferenz der A. coeliaco-mesenterica auf deren linken Theil verschoben hatte[1], dazu führen musste, dass der Tr. coeliacus, nachdem die Abspaltung vollzogen war, von dem auch die A. coecalis entsendenden, nun abgespaltenen Arterienstamm entspringen konnte. Das

[1] Vgl. das über die Entstehung der definitiven Verhältnisse von Uroplates fimbriatus Gesagte.

Überrücken des Ursprunges der A. coeliaco-mesenterica vom Aortenstamme auf die linke Aortenwurzel war dann ein weiterer Differenzirungsvorgang, der noch durch die von der Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln ausgehende Spaltung des Aortenstammes in caudaler Richtung, welcher bei den Varaniden sehr weitgehend ist, unterstützt wurde.

Dass ein solches Hinaufrücken der A. coeliaco-mesenterica bei Varanus niloticus thatsächlich stattgefunden hat, scheint mir die Ursprungsweise des Tr. coeliacus, wie ich sie bei anderen Varaniden gefunden habe, zu beweisen, vorausgesetzt nämlich, was wieder der Befund bei V. niloticus zu beweisen scheint, dass bei allen Varaniden in einer frühen Periode des Embryonallebens eine A. coeliaco-mesenterica bestanden hat.

Bei Varanus bengalensis finde ich keine A. coeliaco-mesenterica mehr. Der Tr. coeliacus entspringt hier weit caudal von der Zusammenflussstelle der beiden Aortenwurzeln, während eine ganz kurze A. mesenterica communis aus der linken Aortenwurzel, und zwar cranial von der auch hier vorhandenen und aus der linken Aortenwurzel entspringenden A. gastrica[1] hervorgeht. Die A. mesenterica communis theilt sich nun sofort in zwei dicht an einander gelagerte, vom Gekröseband umhüllte Zweige, die ihrer Verbreitung nach als A. coecalis und Mitteldarmarterie bezeichnet werden können. Die A. gastrica verzweigt sich ähnlich wie bei V. niloticus, anastomosirt aber auch mit dem Tr. coeliacus, welch letzterer sich ebenfalls ganz ähnlich verzweigt wie dort. Er giebt eine A. lienalis ab, während zwei andere von zweien seiner Äste geliefert werden. Die A. coecalis und die Mitteldarmarterie zeigen ganz ähnliche Vertheilungsverhältnisse wie bei V. niloticus.

Vorausgesetzt also, dass auch bei Varanus bengalensis ursprünglich eine A. coeliaco-mesenterica vorhanden war, woran ich nicht zweifle, so bezeichnet die Ursprungsstelle des Tr. coeliacus beim erwachsenen Thiere ungefähr die Stelle, an welcher sich beim Embryo der Ursprung der A. coeliaco-mesenterica befunden haben dürfte. Denn nur wenn wir uns vorstellen, dass sich zu einer Zeit, in der die A. coeliaco-mesenterica noch weit caudal aus dem Aortenstamm entsprang, der Tr. coeliacus bei gleichzeitiger Drehung der Spaltungsebene von ihr abgespalten hat, und die so selbständig gewordene A. mesenterica

[1] Nach Rathke findet sich ein gleiches Ursprungsverhältnis dieser Arterie bei Varanus bivittatus.

communis vielleicht, oder sogar wahrscheinlich auch unter Vermittelung eines Abspaltungsvorganges sich bis über den Ursprung der A. gastrica hinaus mit ihrem Ursprunge verschoben und sich dabei zu gleicher Zeit bis an diesen heran in ihre beiden Äste gespalten hat, können wir uns die beim ausgebildeten Thiere gefundenen Verhältnisse erklären. Stellen wir uns dagegen vor, dass die Abspaltung des Tr. coeliacus von seinem Mutterstamm erst zu einer Zeit vor sich gegangen ist, in der der Ursprung der A. coeliaco-mesenterica bereits ziemlich weit cranialwärts vorgerückt war, dann erhalten wir Verhältnisse, wie sie bei Varanus varius und Hydrosaurus salvator, sowie bei Lophiura gefunden wurden.

Bei Varanus varius (Fig. 22 Taf. VII) entspringt die ganz kurze A. mesenterica communis aus der linken Aortenwurzel, dort wo diese in den Aortenstamm übergeht. Etwas cranial von ihr findet sich der Ursprung der A. gastrica, die sich in der Cardiagegend und dem angrenzenden Theile des Ösophagus verzweigt. Der Tr. coeliacus entspringt etwa $^1/_2$ cm caudal von der A. mesenterica communis aus dem linken Theile des Umfanges der Aorta. Er wendet sich jedoch nicht gleich dem Magen zu, sondern verläuft noch eine kurze Strecke weit caudalwärts, der Aortenwand innig angeschlossen und mit ihr ziemlich fest verbunden, um hierauf erst im Bogen der großen Magenwand zuzustreben. Die Vertheilungsweise dieser Arterie ist dieselbe wie bei V. bengalensis, nur fehlt die Anastomose mit der A. gastrica und giebt der Stamm der Arterie nur eine Milzarterie ab. A. coecalis und Mitteldarmarterie vertheilen sich ganz ähnlich wie bei V. bengalensis und V. niloticus.

Wenn ich also rücksichtlich des Ursprunges des Tr. coeliacus dieser Form annehmen konnte, dass sich derselbe verhältnismäßig spät von der A. coeliaco-mesenterica abgespalten hätte, so scheint es mir jedoch auch mit Rücksicht auf die Beziehungen der Wurzel dieses Arterienstammes zur Aorta nicht unwahrscheinlich, dass derselbe, nachdem er seinen selbständigen Ursprung aus der Aorta gewonnen hatte, durch einen ähnlichen Abspaltungsvorgang diesen Ursprung cranialwärts verschoben hat.

Bei zwei untersuchten Exemplaren von Hydrosaurus salvator (Fig. 23 Taf. VII) entspringt der Tr. coeliacus bereits von der linken Aortenwurzel selbst (also so wie bei Lophiura amboinensis), und etwas cranial von ihr die ganz kurze A. mesenterica communis, die sich wie bei den anderen untersuchten Monitoridae sogleich in ihre beiden Äste spaltet. Die A. gastrica, welche rechts neben der A. mesenterica

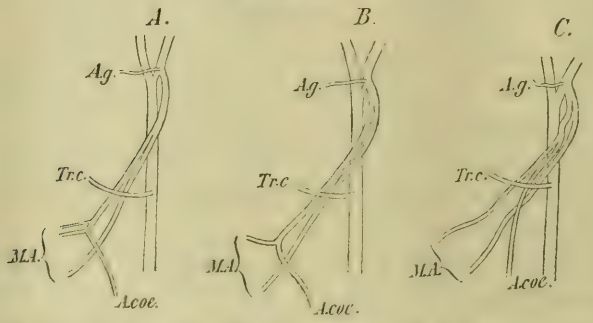
communis entspringt, ist sehr mächtig und versorgt mit ihren Zweigen mindestens die craniale Hälfte des Magens, während der Tr. coeliacus die Versorgung des übrigbleibenden Magenabschnittes der Milz (mit einem Zweig) und der Leber besorgt. Die A. hepatica entspringt hier schon sehr früh aus der Arterie des kleinen Magenbogens, welche ihrerseits wieder eine weite Anastomose mit der A. gastrica bildet. Der Verzweigungstypus der Äste der Mitteldarmarterie erscheint dadurch etwas abweichend, dass sie selbst sowie einzelne ihrer Zweige durch Anastomosen unter einander in Verbindung treten. Bei dem jüngeren von den beiden untersuchten Exemplaren konnte wie bei V. niloticus an einem von dem caudalen Aste der Mitteldarmarterie abgehenden Zweigchen ein als Dottersackrest zu deutendes pigmentirtes Gewebsklümpchen aufgefunden werden. Die A. coecalis zeigt ähnliche Vertheilungsverhältnisse wie bei den bis jetzt beschriebenen Varaniden.

Von Varanus (Psammosaurus) griseus habe ich drei Exemplare untersuchen können und bei jedem von den drei untersuchten Exemplaren etwas verschiedene Verhältnisse der Darmarterien vorgefunden, obgleich die Ursprungsverhältnisse derselben aus Aorta und Aortenwurzel bei allen dreien ziemlich übereinstimmten. Der Tr. coeliacus entspringt etwa in derselben Höhe aus der Aorta wie bei V. bengalensis. Die A. mesenterica communis entsteht ebenfalls aus der linken Aortenwurzel und unmittelbar neben und cranial von ihr die A. gastrica, die in ähnlicher Weise verläuft und sich vertheilt wie bei V. bengalensis, jedoch auch mit Zweigchen bis auf den Ösophagus hinaufreicht. Nach Rathke (10) soll die A. gastrica aus der Wurzel der A. mesenterica communis hervorgehen. Auch der Tr. coeliacus vertheilt sich wie bei V. bengalensis, doch erhält die Milz nur aus seinem Stamme einen oder zwei Äste. Was nun aber die Verzweigung der A. mesenterica communis anbelangt, so unterscheidet sich mit Rücksicht auf dieselbe V. griseus von den übrigen untersuchten Monitoridae.

Bei Exemplar Nr. 1 (vgl. umstehende Fig. 13 *A*) bildet die A. mesenterica communis einen verhältnismäßig langen Stamm, der sich wie gewöhnlich in zwei Äste spaltet. Bei Exemplar Nr. 2 und Nr. 3 ist dieser Stamm fast eben so kurz wie bei den übrigen untersuchten Varaniden. Der craniale von den beiden Ästen giebt nun bei Nr. 1 jenseits der Überkreuzungsstelle mit dem Tr. coeliacus einen Ast für das Anfangsstück des Mitteldarmes ab und gabelt sich hierauf in einen zum Mitteldarm und einen zum Enddarm ziehenden Ast, welch

letzterer den caudalen Ast der A. mesenterica communis an seiner linken Seite kreuzt. Bevor dieser Enddarmast, der der A. coecalis anderer Formen entspricht, den Enddarm erreicht, giebt er jedoch noch einen Zweig an den Mitteldarm ab, der sich mit einem benachbarten Zweig des caudalen Astes der A. mesenterica communis verbindet. An diesem letzteren aber hängt, wieder durch einen kleinen

Fig. 13.



A.g A. gastrica, *Tr.c* Truncus coeliacus, *A.coe* A. coecalis, *M.A* Mitteldarmarterien.

Arterienzweig befestigt, ein Rest des Dottersackes. Bei Nr. 2 (Fig. 13 *B*) gabelt sich der craniale Ast der A. mesenterica communis an der gleichen Stelle wie bei Nr. 1, der erste Zweig für den Mitteldarm entspringt jedoch nicht direkt aus ihm, sondern erst aus seinem cranialen Zweig. Der caudale Zweig verhielt sich rücksichtlich seiner Vertheilung wie bei Nr. 1. Bei Nr. 3 (Fig. 13 *C*) endlich war die Spaltungsstelle des cranialen Astes der A. mesenterica communis centralwärts verschoben und fand sich ziemlich weit diesseits von der Überkreuzungsstelle mit dem Tr. coeliacus. Die beiden Zweige dieses Astes der A. mesenterica communis verhielten sich aber wie bei Nr. 2. Rathke, der auch eine Abbildung der Darmarterienstämme von Psammosaurus griseus giebt (12), waren diese speciellen Verhältnisse der Äste der A. mesenterica communis verborgen geblieben.

Die abweichenden Verästelungsverhältnisse dieser Arterie können nun natürlich auch nur wieder als sekundäre resp. tertiäre Erscheinungen aufgefasst werden und können wohl auch wieder durch Abspaltungsvorgänge, die sich von den Ästen einer ursprünglich einheitlichen A. coeliaco-mesenterica her vollzogen haben, erklärt werden, ja ich sehe die gefundenen Verhältnisse geradezu als einen Beweis dafür an, dass solche Abspaltungsvorgänge stattgefunden haben müssen,

denn nur unter Zugrundelegung solcher Vorgänge vermag ich mir ihre Entstehung zu erklären.

Der Stamm der A. mesenterica communis muss bei den Embryonen von V. griseus, nachdem der Tr. coeliacus seinen selbständigen Ursprung aus der Aorta gewonnen hatte, noch beträchtlich lang gewesen sein. Es musste dann die A. coecalis ihren Ursprung auf den cranialen Theil des Umfanges dieser Arterie verschoben haben und es hierauf erst zu einer Spaltung derselben von der Gabelungsstelle in ihre beiden Mitteldarmäste aus gekommen sein, so dass, nachdem sich die Spaltung bis über die Abgangsstelle der A. coecalis centralwärts fortgesetzt hatte, diese zu einem Aste des cranialen Mitteldarmastes werden musste.

Ich habe oben (pag. 263) anzudeuten versucht, wie man sich's etwa zu denken hat, dass es dazu gekommen ist, dass bei den Varaniden und Lophiura die A. mesenterica communis (resp. Mitteldarmarterie und A. coecalis), sowie bei einigen auch der Tr. coeliacus ihren Ursprung aus der linken Aortenwurzel nehmen, während bei anderen Sauriern etwas Ähnliches nicht beobachtet wird. Auch Rathke hat versucht, diese Thatsachen zu erklären. Er geht dabei von zwei Annahmen aus, die, wie ich gleich vorausschicken will, unrichtig sind. Erstens nimmt Rathke an, dass bei den Sauriern, bei denen er ganz richtig das ursprüngliche Vorhandensein zweier Aorten durch den ganzen Rumpf hin voraussetzt, die Arterien des Darmkanales, die hier für uns in Betracht kommen, ursprünglich nur aus der linken primitiven Aorta entspringen. Ferner nimmt er an, dass bei denjenigen Reptilien, die sehr weit caudalwärts sich vereinigende Aortenwurzeln besitzen, dieses Verhalten darauf zurückzuführen sei, dass die primitiven Aorten hier eben auf eine geringere Strecke hin zur Verschmelzung gekommen seien, als bei anderen Sauriern, so dass dann die von der linken Aorta, diesseits von der Stelle, an welcher diese Verschmelzung beginnt, entspringenden Arterien als Äste der linken Aortenwurzel erhalten bleiben.

Rathke (10) hat jedoch pag. 169 selbst mitgetheilt, dass bei jungen Embryonen der Schildkröten und wahrscheinlich auch bei denen der Varaniden, Krokodile und der Anuren die Zusammenflussstelle der beiden Aortenwurzeln sehr viel weiter cranial gelegen ist als bei älteren Embryonen und im ausgebildeten Zustande, und dass somit während der Entwicklung eine Verschiebung dieser Zusammenflussstelle in caudaler Richtung erfolgen müsse. Goette (2) hat nun schon für die Unke gezeigt, dass die ursprünglich sehr weit

cranial gelegene Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln zum Aortenstamme dadurch caudalwärts verlagert wird, dass sich der Aortenstamm von der Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln aus spaltet, wodurch zugleich auch die Aortenwurzeln selbst eine sekundäre Verlängerung erfahren. Endlich ist es mir gelungen zu zeigen (3), dass nicht nur bei den Embryonen der Saurier, sondern auch bei denen der Vögel und Säugethiere ein solcher von dem Vereinigungswinkel zwischen den beiden Aortenwurzeln ausgehender Spaltungsvorgang am Aortenstamme Platz greift, und dass dadurch Arterienäste, die ursprünglich vom Aortenstamm entspringen, von diesem auf die durch diese Spaltung sekundär gebildeten Abschnitte der Aortenwurzeln überrücken, während sich gleichzeitig die Zusammenflussstelle der Aortenwurzeln caudalwärts zu verschieben scheint. Da sich bei den Sauriern während dieses Abspaltungsvorganges die Spaltungsebene im Sinne des Zeigers einer Uhr dreht, kommen dann die sekundär gebildeten Abschnitte der Aortenwurzeln dort, wo sie sich zum Aortenstamme vereinigen, so zu einander zu liegen, dass die linke Aortenwurzel links und ventral von der rechten gelagert gefunden wird. Dabei werden die Äste dieses Abschnittes des Aortenstammes, die von dem dorsalen Theile seiner Cirkumferenz abgehen, also die A. subclaviae und intercostales, der rechten, die von dem ventralen Theile der Cirkumferenz abgehenden Arterien des Darmkanales aber der linken Aortenwurzel zufallen müssen. Befinden sich also die Ursprünge der A. mesenterica communis und der Tr. coeliacus sowie der A. gastrica bereits an diesem später sich spaltenden Stück der Aorta, so ist es natürlich, dass, wenn die Spaltung vollzogen ist, diese Ursprünge der linken Aortenwurzel angehören. Sicherlich ist dies bei den Varaniden rücksichtlich des Ursprunges der A. gastrica der Fall. Bezüglich des Ursprunges der A. mesenterica communis möchte ich jedoch eher annehmen, dass derselbe unter Vermittelung eines ähnlichen Abspaltungsvorganges, wie er bei der sekundären Verlängerung der Aortenwurzeln eine Rolle spielt, erst sekundär auf die linke Aortenwurzel hinaufrückt und sich an derselben sogar, eventuell noch an dem Ursprunge der A. gastrica, vorbeischiebt (V. bengalensis), und ein Gleiches dürfte für den Tr. coeliacus in den Fällen, in welchen er aus der linken Aortenwurzel entspringt, Geltung haben.

Aber auch die andere Annahme Rathke's, dass nämlich ursprünglich die Darmarterien aus der linken primitiven Aorta entspringen, ist nach dem, was ich über die Entwicklung dieser Arterien

bei Lacerta und Anguis angeführt habe, unhaltbar. Trotzdem waren die Beobachtungen, welche RATHKE als Stützen für diese Annahme anführt, vollkommen richtig. Dies gilt besonders von dem, was RATHKE über den Verlauf der A. omphalo-mesenterica an der linken Seite des Darmes vorbei, sowie über die Ursprünge der Darmarterien der Saurier im Allgemeinen sagt.

Hat man sich nun bis zu einem gewissen Grade von Sicherheit eine Vorstellung darüber gebildet, wie sich diese höchst merkwürdigen Ursprungsverhältnisse und die durch dieselben bedingten Überkreuzungen der großen Darmarterien bei den Sauriern aus einfachen Zuständen entwickelt haben, so ist begreiflicherweise die zweite Frage, die sich einem aufdrängt, die nach den Ursachen, die für die Entwicklung dieser eigenartigen Verhältnisse den Anstoß gegeben haben mochten. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu geben, wird wohl vorläufig kaum möglich sein. Ursachen mechanischer Natur, welche den Anstoß zur Herstellung der geschilderten Verhältnisse gegeben hätten, konnte ich nicht nachweisen und dürften auch wohl kaum vorliegen. Da liegt es nun sicherlich nahe daran zu denken, dass die Verschiebungen der Ursprünge gewisser Arterienstämme, wie sie sich bei den Sauriern herstellen, mit dadurch zu erlangenden günstigeren Bedingungen der Blutversorgung gewisser Theile und Organe in ursächlichem Zusammenhange stehen. Doch fehlen uns vorläufig wenigstens noch genügend exakte Angaben über die Physiologie des Blutkreisverlaufes der Saurier im Allgemeinen, sowie über die für unsere Frage hauptsächlich in Betracht kommende Vertheilung verschiedener Blutqualitäten in den beiden Aortenwurzeln[1] und im Aortensysteme überhaupt, und nur unter Zugrundelegung solcher Angaben ließe sich dieser eben geäußerten Vermuthung eine bestimmte Gestalt ertheilen.

Zum Schlusse möchte ich noch erwähnen, dass ähnliche Überkreuzungen von Darmarterien, wie sie bei den Sauriern vorkommen, nur noch bei Selachiern gefunden wurden. RATHKE (10) hat zuerst darauf hingewiesen, dass bei Spinax niger, acanthias und Blainvillii,

---

[1] So weit ich gesehen habe, sind nur P. REGNARD und R. BLANCHARD (Recherches sur la Physiologie des animaux a sang froids [3. note]. Du role du foramen de PANIZZA chez les crocodiliens. Gazette medicale de Paris 1881. pag. 717) der Frage nach der Qualität des Blutes in den beiden Aortenwurzeln der Crocodilier näher getreten und haben gezeigt, dass, was ja von vorn herein wahrscheinlich erschien, das Blut der linken Aortenwurzel mehr Kohlensäure enthält als das der rechten.

sowie bei Scyllium annulatum und einer Mustelus-Art die A. mesenterica anterior (Rathke nennt sie A. mesenterica posterior) caudal von der A. gastero-lienalis (Rathke nennt sie A. lienalis) entspringt und sich diese Arterien in Folge dessen überkreuzen. Howes (7) hat dann Abbildungen geliefert (l. c. Taf. I Fig. 7), die beweisen, dass etwas Ähnliches bei Scyllium canicula und Mustelus antarcticus vorkommt. Ferner hat Howes die Abgangsverhältnisse der Darmarterien von zwei Exemplaren des Acanthias vulgaris abgebildet. Bei dem einen Exemplar fanden sich Verhältnisse vor, wie sie Rathke beschrieben hatte, bei dem anderen Exemplare dagegen gingen die sonst getrennt entspringenden und sich überkreuzenden Arterien von einem kurzen gemeinsamen Stamme ab. Dieser Befund nun scheint mir anzudeuten, dass auch bei den Selachierformen, bei denen sich die A. mesenterica anterior und die A. gastero-lienalis überkreuzen, dieser Zustand sich von einem ursprünglicheren ableitet, indem für diese beiden Arterien ein kurzer gemeinsamer Stamm vorhanden war.

Verzeichnis der untersuchten Formen[1].

Rhynchocephalidae.
- Hatteria punctata.

Cyclosaura.

Monitoridae.
- Psammosaurus griseus†*
- Varanus bengalensis
- Varanus varius
- Monitor niloticus†*
- Hydrosaurus salvator
- Varanus ornatus†
- Varanus bivittatus†.

Tejidae.
- Tejus teguixin†*
- Ameiva vulgaris†*
- Ameiva surinamensis
- Cnemidophorus lemniscatus†
- Acranthus viridis.

Lacertinidae.
- Lacerta agilis†*
- Lacerta muralis†*
- Lacerta viridis†*
- Lacerta ocellata†*
- Acanthodactylus boskianus.

Zonuridae.
- Zonurus giganteus
- Zonurus cordylus†
- Gerrhosaurus madagascariensis
- Gerrhonotus imbricatus
- Pseudopus Pallasii†*
- Ophisaurus ventralis†.

Chamaesauridae.
- Chamaesaura anguina†.

[1] Die von mir allein untersuchten Formen sind nicht weiter gekennzeichnet, die von Rathke allein untersuchten tragen ein †, die von Rathke und mir untersuchten tragen ein †* als Bezeichnung.

Scincidae.

Scincus officinalis
Eumeces pavimentatus
Eumeces erythrocephalus
Mabuia carinata
Mabuia multifasciata
Anguis fragilis†*
Tiliquar scincoides
Euprepis Meremii†
Euprepis Sebae†
Cyclodus nigroluteus†
Lygosoma melanopygon†
Chalcides sepoides.

Sepidae.

Seps chalcides
Gongylus ocellatus†*.

Acontiadae.

Acontias meleagris†.

Geckotidae.

Ptyodactylus gecko
Uroplates fimbriatus
Hemidactylus maculatus
Hemidactylus Leschenaultii†
Platydactylus mauritanicus
Platydactylus annularis
Platydactylus ocellatus†
Gephyra oceanica
Ptychozoon homolocephalum
Phelsuma madagascariensis
Gymnodactylus frenatus
Gymnodactylus scaber†
Gecko vertillatus
Hoplodactylus maculatus
Phyllodactylus gymnopygon†.

Iguanidae.

Polychrus marmoratus†*
Iguana tubercolata†*
Anolis carolinensis†*
Anolis alligator†

Iguanidae.

Sceleporus acanthinus
Phrynosoma aculeatum
Phrynosoma Harlanii†
Ecphymotes torquatus†
Doryphorus azureus†.

Agamidae.

Ceratophora Stodarti
Calotes jubatus
Uperanodon pictum†
Stellio vulgaris†*
Phrynocephalus mystaceus
Phrynocephalus caudivolvulus†
Uromastix spinipes†*
Uromastix Hardwickii†*
Leiolepis guttatus
Amphibolurus villosus
Amphibolurus decresus
Agama inermis
Agama colonorum†*
Agama sanguinolenta
Agama mutabilis†
Lophyrus tigrinus†
Bronchocele jubata†
Grammatophora ornata†
Draco viridis†
Lophiura amboinensis.

Chamaeleonidae.

Chamaeleo gracilis
Chamaeleo basiliscus
Chamaeleo verrucosus†*
Chamaeleo vulgaris†.

Amphisbaenidae.

Amphisbaena fuliginosa†
Amphisbaena dubia†
Amphisbaena vermicularis†
Amphisbaena alba†.

Lepidosternidae.

Lepidosternon microcephalum†
Lepidosternon phocaena†.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

1) Corti, De systemate vasorum Psammosauri grosei. 1853.
2) A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
3) F. Hochstetter, Über den Ursprung der A. subclavia der Vögel. Morph. Jahrbuch. Bd. XVI.
4) —— Entwicklung des Gefäßsystems. in: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1891.
5) —— Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Monotremen. in: Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. 1896.
6) C. K. Hoffmann, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abth. III. Reptilien. II. Eidechsen, Wasserechsen. III. Entwicklungsgeschichte.
7) G. B. Howes, On the Intestinal Canal of the Ichthiopsida, with especial reference to its arterial Supply and the Appendix digitiformis. Linnean Societys Journal. Zoology. Vol. XXIII. pag. 381—410.
8) H. Klaatsch, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. I. Theil. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892.
9) J. Y. Mackay, The arterial System of the Chamaeleon. Memoires and Memoranda in Anatomy. Vol. I. Glasgow 1889.
10) H. Rathke, Untersuchungen über die Arterien der Verdauungswerkzeuge der Saurier. Abh. der Akademie der Wissensch. München. Math.-Phys. Klasse. Bd. IX. 1863.
11) —— Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Herausgegeben von W. v. Wittich. Braunschweig 1866.
12) —— Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier. K. Akademie der Wissensch. Denkschriften. Wien 1857.
13) R. Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel.
14) H. Strahl, Bemerkungen über den Kreislauf bei Embryonen von L. agilis und vivipara. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1884. Nr. 4.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V—VII.

Die Figuren sind in so fern als halbschematisch zu bezeichnen, als auf die Lagerung der einzelnen Darmabschnitte zu einander im Interesse der Übersichtlichkeit im Allgemeinen keine Rücksicht genommen ist. Nur Fig. 1 und Fig. 19 machen eine Ausnahme. Dagegen sind alle größeren Äste der einzelnen Darmarterien mit möglichster Genauigkeit aufgenommen worden, wozu es eben auch vielfach nothwendig war, dem Darm eine andere Lage zu geben, als er sie in Wirklichkeit einnimmt. Es sind die Darmarterien folgender Formen dargestellt worden.

Tafel V.

Fig. 1. (Sphenodon) Hatteria punctata,
Fig. 2. Lacerta viridis,
Fig. 3. Seps chalcides,
Fig. 4. Eumeces pavimentatus,
Fig. 5. Scincus officinalis,
Fig. 6. Anguis fragilis,
Fig. 7. Gecko vertillatus,
Fig. 8. Platydactylus annularis,
Fig. 9. Ameiva vulgaris,
Fig. 10. Sceleporus acanthinus,
Fig. 11. Anolis carolinensis.

Tafel VI.

Fig. 12. Chamaeleo gracilis,
Fig. 13. Teju teguixin,
Fig. 14. Iguana tubercolata,
Fig. 15. Phrynocephalus mystaceus,
Fig. 16. Agama inermis,
Fig. 17. Uromastix Hardwickii,
Fig. 18. Stellio vulgaris.

Tafel VII.

Fig. 19. Lophiura amboinensis,
Fig. 20. Varanus niloticus,
Fig. 21. Varanus bengalensis,
Fig. 22. Varanus varius,
Fig. 23. Hydrosaurus Salvator.

Buchstabenerklärung.

A.c Arteria coeliaca,
A.coe Arteria coecalis,
A.g Arteria gastrica,
A.h Arteria hepatica,
A.i Arteria ischiadica,
A.m.c Arteria mesenterica communis,
A.m.p Arteria mesenterica posterior,
L Leberband des Cöcum,
M Milz,
M.A Mitteldarmarterie,
P Pankreas,
Tr.c Truncus coeliacus.

Über eine Variation des kurzen Kopfes des Biceps femoris beim Orang.

Ein Beitrag zur Morphologie dieses Muskels.

Von

Louis Bolk,

Professor der Anatomie an der Universität Amsterdam.

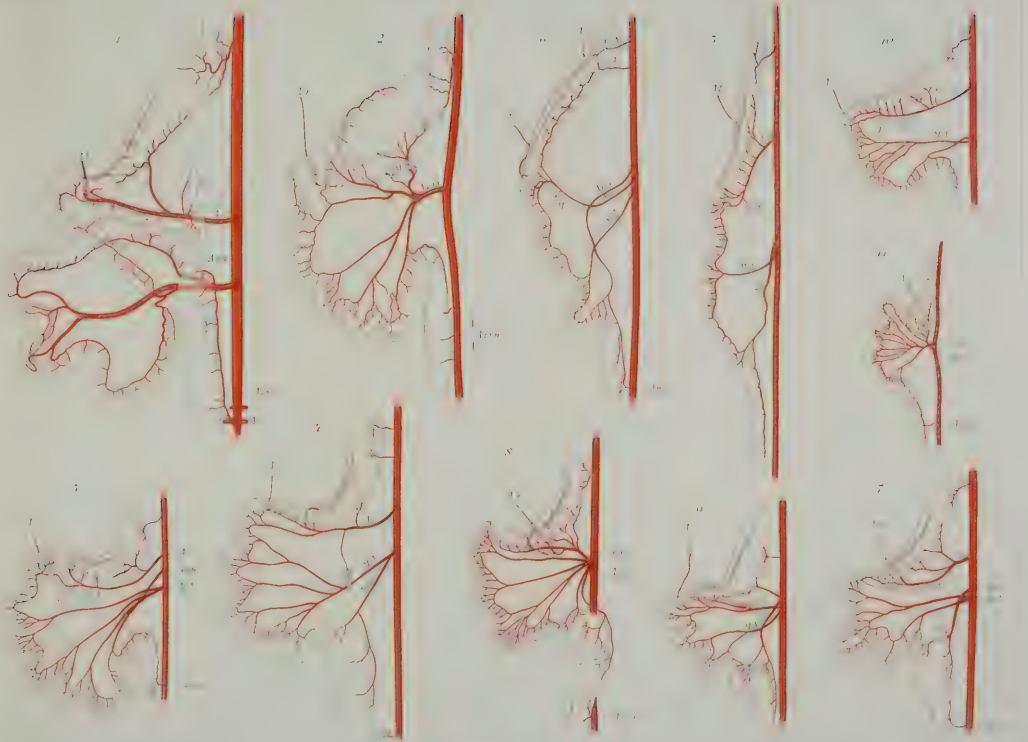
Mit 1 Figur im Text.

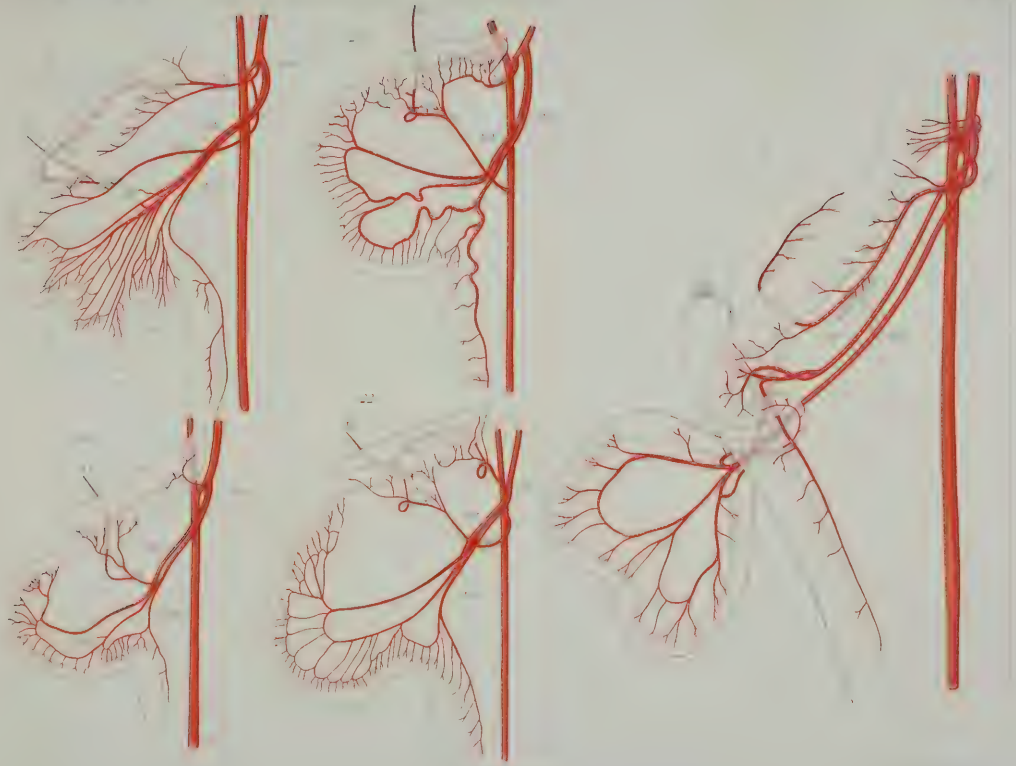
Bekanntlich ist der kurze Bicepskopf an der unteren Extremität ein Muskel, welcher bei den Placentaliern neben dem Menschen nur den Affen und bei diesen wiederum nur, so weit mir bekannt, den Anthropoiden, ferner Ateles und Mycetes zukommt. Die beiden Köpfe bleiben jedoch getrennt, eine gemeinschaftliche Endsehne wie beim Menschen findet sich nur bei den Hylobatiden. Typisch aber für den Menschen ist, dass hier der Muskel am Capitulum fibulae zur Insertion gelangt, während bei den anderen genannten Formen der Muskel theilweise am Condylus lateralis tibiae sich festheftet, theilweise mit der Fascia cruris sich verbindet.

Die Herkunft des kurzen Bicepskopfes liegt noch ganz im Dunkel. Dass diese Portion nicht ein Abspaltungsprodukt des langen Kopfes sein kann, dafür tritt die Innervation ein. Ist doch der lange Kopf vom N. tibialis innervirt, also ein ventraler Muskel, während der kurze Kopf durch seine Innervation aus dem N. peroneus sich als der dorsalen Muskulatur zugehörig erweist.

Ich finde in der Litteratur zwei Ansichten über die Herkunft dieses Muskels vertreten. Die eine ist von Karl Ranke[1], der sich dafür ausspricht, dass der Muskel dem Glutaeus superficialis ver-

[1] Archiv für Anthropologie. Bd. XXIV. 1. und 2. Heft. pag. 124.





wandt sein soll; die andere ist von KOHLBRUGGE[1], der sich in folgender Weise ausdrückt: »Die Innervation des kurzen Kopfes rückt diesen Muskel den Mm. peronaei näher, als deren oberer Theil er aufzufassen wäre.« Die Entscheidung zwischen beiden Ansichten konnte nur durch vergleichend-myologische Untersuchungen an niederen Formen erbracht werden. Die Innervation allein kann in diesem Falle nicht das entscheidende Merkmal abgeben. Denn wäre der Muskel von einem Theile des Glutaeus superficialis herkömmlich, der seinen Ursprung auf den Oberschenkel verlegt hat, also distalwärts gerückt wäre, dann bestände für den Innervationsast dieses Theiles kein Hinderungsgrund, sich vom N. glutaeus superior abzuspalten und sich dem N. peronaeus anzuschmiegen; so wurde in ausgesprochenerer Weise ein Zustand hervorgerufen, welchen man thatsächlich im Plexus sacralis findet, wo doch die Spinalwurzeln des N. glutaeus inferior mit jenen des N. peronaeus zum Theil eng zusammenhängen.

Im vergangenen Winter war ich bei meinen vergleichend-myologischen Untersuchungen so glücklich, ein Objekt zu treffen, das, wie ich meine, die Frage in dem von KOHLBRUGGE angestrebten Sinne entscheidet. Es handelte sich um ein junges Orang-Exemplar, an dem ich beiderseits Muskelbeziehungen fand, welche den kurzen Bicepskopf zweifelsohne als ein der Peronaeusgruppe ursprünglich zugehörendes Gebilde kennen lehren. Da es voraussichtlich lange dauern wird, ehe ich meine diesbezüglichen Untersuchungen abschließen und ihre Resultate mittheilen kann, wünsche ich hier kurz diese Anomalie zu beschreiben.

Der lange Kopf bietet keine zu verzeichnenden bilateralen Differenzen. Er nimmt von der am weitesten dorsal liegenden Facette des Tuber ischii seinen fleischigen Ursprung. An der Vorderseite des Ursprungskopfes entwickelt sich fast unmittelbar ein Sehnenblatt, welches sich zwischen dem Biceps und Semitendinosus einschiebt und seine dorsale Fläche dem Biceps zur weiteren Ursprungsfläche bietet, während von seiner Vorderfläche der größte Theil der Semitendinosusbündel entspringen. Der obere Rand dieses Kopfes liegt jederseits fast unmittelbar dem Unterrande des Glutaeus superficialis an, ohne mit demselben verwachsen zu sein oder mittels abgespaltener Muskelbündel mit demselben in Verbindung zu

[1] Muskeln und periphere Nerven der Primaten. Verhandelingen der koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam. 2e Sectie. Deel V. No. 6.

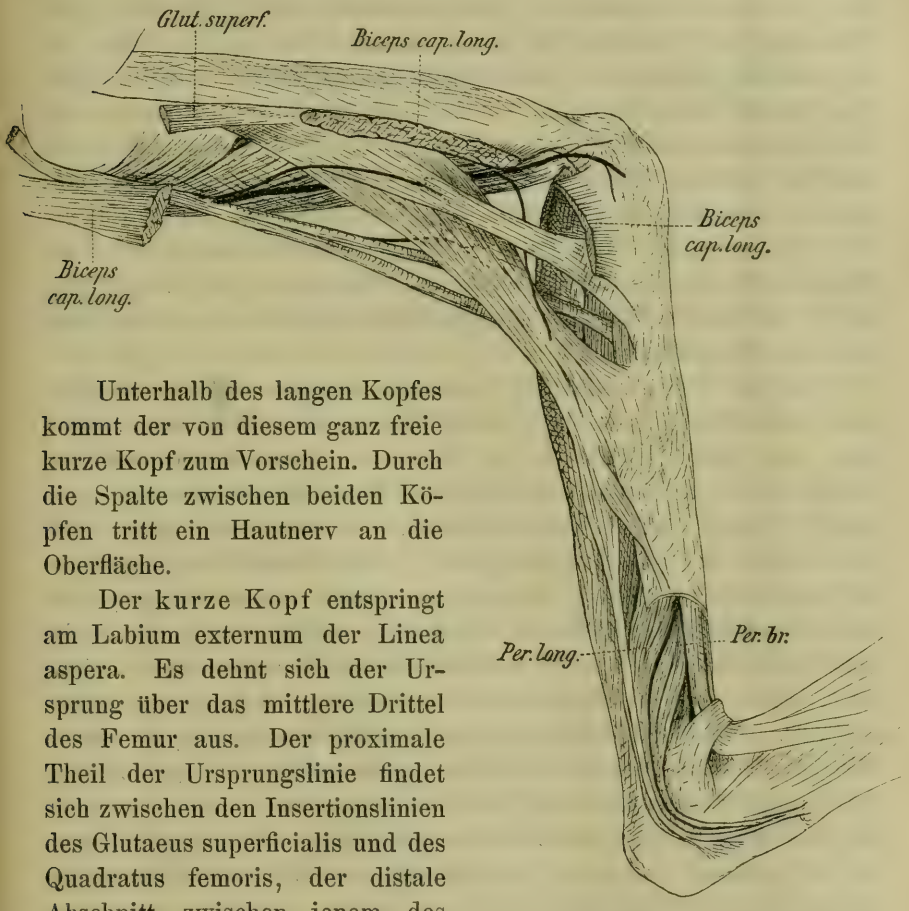
treten, wie es von mehreren Autoren beobachtet ist. Es bleibt eine schmale Spalte zwischen beiden Muskeln frei, durch welche der N. cutaneus femoris posterior zum Vorschein kommt.

An der Stelle, wo an der Linksseite am Sitzknorren der M. biceps femoris und der M. semitendinosus an einander stoßen, findet sich die Ansatzstelle eines ligamentösen Bandes, welches den Ursprung des Biceps schräg überkreuzt und in der Richtung des Trochanter major verläuft. Über der Spalte zwischen Glutaeus superficialis und Biceps femoris angelangt, breitet es sich zu einer sehnigen Membran aus, welche sich in die Spalte einsenkt und sich mit ihrem oberen Rande am Unterrande des Glutaeus superficialis, mit ihrem unteren Rande am Oberrande des Biceps femoris festheftet. Dieses Band repräsentirt den sehnig degenerirten Theil des Glutaeus superficialis anderer Anthropoiden und gewisser niederer Simiae, welcher vom Tuber ischii Ursprung nimmt. (Chimpanse, Hylobates und Gorilla besitzen gewöhnlich eine starke Tuberportion des Glutaeus superficialis.)

Der lange Bicepskopf inserirt am Femur sowie am Unterschenkel. Diese Insertionsweise zerlegt den Muskel deutlich in zwei gesonderte Portionen. Der am Femur sich inserirende Theil entsteht aus jenen Bündeln, welche muskulös vom Tuber ischii und von der Fläche des Sehnenblattes zwischen Biceps und Semitendinosus entspringen. Die Muskelbündel sind wenig zusammenhängend und divergiren in der Richtung des Femur. Bis zu seiner Insertion an den unteren zwei Dritteln der Femurdiaphyse, lateral von dem Ursprung des kurzen Kopfes, bleibt dieser Theil des langen Kopfes fleischig. Die zweite Portion hat die Form eines lang ausgezogenen Keiles und erscheint als die muskulöse Fortsetzung der Sehne zwischen Biceps und Semitendinosus. Die Bündel divergiren nur wenig, sind mehr zusammenhängend; es ist diese Portion weniger locker gefügt als die Femoralportion. Die Spalte zwischen beiden Theilen des langen Kopfes fängt an der Grenze zwischen oberem und mittlerem Drittel des Muskels an; distal, ein wenig oberhalb des Kniegelenks, tritt ein starker Hautnerv durch diese Spalte hin.

Die platte, breite Sehne dieser Muskelportion entwickelt sich da, wo der Muskel mit der unterliegenden Peronaealmuskulatur in Berührung kommt, und zwar derartig, dass die am höchsten inserirenden Bündel am längsten muskulös bleiben. Die Sehne inserirt nirgends unmittelbar am Skelet. Der obere Theil strahlt in die Kniegelenkkapsel aus und tritt so indirekt in Beziehung zur Patella.

Der untere Theil verbindet sich mit der Fascia cruris und erhält mittels derselben nähere Beziehungen zu dem Condylus lateralis tibiae, sowie zu der Crista dieses Skelettheiles.



Der kurze Bicepskopf der rechten Hinterextremität eines Orang. Der lange Kopf und das Retinaculum peronaeorum sind abgetrennt.

Unterhalb des langen Kopfes kommt der von diesem ganz freie kurze Kopf zum Vorschein. Durch die Spalte zwischen beiden Köpfen tritt ein Hautnerv an die Oberfläche.

Der kurze Kopf entspringt am Labium externum der Linea aspera. Es dehnt sich der Ursprung über das mittlere Drittel des Femur aus. Der proximale Theil der Ursprungslinie findet sich zwischen den Insertionslinien des Glutaeus superficialis und des Quadratus femoris, der distale Abschnitt zwischen jenem des Adductor magnus und der Femoralportion des langen Bicepskopfes. Der Muskel spaltet sich beiderseits bald in zwei Muskelblätter, ein oberflächliches und ein tiefes. Das oberflächliche, fast ganz durch den langen Kopf verdeckte, sehr schmale Muskelblatt besteht aus parallel verlaufenden Bündeln, welche, am Unterschenkel angelangt, ziemlich plötzlich in die platte, dünne Endsehne übergehen. Diese Sehne inserirt mit

ihrem oberen Theil am Condylus lateralis tibiae, während sich ihre untere Partie in der Fascia cruris verliert.

Das tiefere Muskelblatt ist mächtiger entwickelt als das oberflächliche und zieht schräg unter dem letztgenannten vorbei, im Ganzen mehr abwärts verlaufend. Dadurch entsteht zwischen den beiden Portionen am Unterschenkel eine dreieckige Lücke, in welche der N. peroneus gelagert ist. Nach unten zu verschmälert sich die ganze tiefe Portion ein wenig und kommt unterhalb des Unterrandes des langen Kopfes zum Vorschein. Diese Bündel sind gröber, das ganze Gebilde ist besonders in seinem distalen Abschnitt lockerer gefügt; es treten feine Spalten zwischen den Bündeln auf.

Die bis jetzt beschriebenen Eigenthümlichkeiten des kurzen Bicepskopfes fanden sich sowohl an der hinteren als an der rechten Seite. In den Insertionsbeziehungen der tiefen Portion treten aber bilateral Differenzen auf.

Rechte Seite. Allmählich schieben sich die mehr oberflächlich gelagerten Bündel über die tieferen hinweg und bilden ein Sehnenblatt, das sich ungefähr in der Mitte des Unterschenkels mit der Fascia cruris verbindet. Die tieferen Muskelbündel formiren zwei spindelförmige platte Muskelschläuche, von denen der eine — der schwächere und peripher gelagerte — eine kurze Sehne aus sich hervorgehen lässt, welche sich mit der Fascia cruris verbindet, doch innerhalb dieser zum Malleolus fibularis zu verfolgen ist. Der zweite mehr nach hinten gelagerte Muskelbauch geht in eine stärkere Sehne über, welche sich an die Außenseite der Sehne des Peronaeus longus anlagert. Ohne Verbindungen mit einander einzugehen, verlaufen die Sehnen unter dem Retinaculum peronaeorum und liegen hier in der Rinne, welche die sehr breite Endsehne des Peronaeus brevis für die dünnere des Peronaeus longus bildet. Gesonderte Kanäle für die Peronaei finden sich beim Orang unterhalb des Retinaculum nicht.

Noch unterhalb dieses starken ligamentösen Bandes macht sich ein Theil der Sehne des kurzen Bicepskopfes frei, nimmt die Gestalt einer mehr plattenförmigen Membran an und verbindet sich mit einer Bindegewebsmembran, welche die obere Fläche des Abductor digiti V überdeckt und am Calcaneus befestigt ist. Durch diese Insertionsweise gewinnt der kurze Bicepskopf einen Angriffspunkt am Calcaneus und ist dadurch im Stande, eine geringe Pronation des Fußes hervorzurufen. Allerdings ist diese Wirkung nur eine schwache. Der Haupttheil der Endsehne verläuft weiter distalwärts und heftet

sich wie die Sehne des Peronaeus brevis an die Tuberositas metatarsales V. Nur an ihrem äußersten Ende ist die Sehne nicht mehr ganz frei, sondern verbindet sich mit einem Sehnenblättchen, welches sich von der Sehne des Peronaeus longus loslöst und gleichfalls an der genannten Tuberositas zur Insertion gelangt.

Linke Seite. Die vorerwähnte tiefe Portion des Caput breve bildet etwa in der Mitte des Unterschenkels eine platte Endsehne. In diese Endsehne strahlt überdies eine dünne schmale Muskellamelle aus, welche hoch oben von der Unterschenkelfascie entspringt und längs der Fibula senkrecht abwärts steigt. Die Sehnenplatte, in welcher die Fibrillen schräg nach unten verlaufen, verbindet sich größtentheils mit der Fascia cruris; die Fibrillen streben dem Malleolus fibularis zu. Der mehr dorsalwärts liegende Abschnitt des Sehnenblattes lässt eine lange dünne Endsehne aus sich hervorgehen, welche über dem M. peronaeus longus abwärts zieht, mit dessen Sehne unter dem Retinaculum peronaeorum passirt und sich zum Theil in der Sehnenscheide dieses Muskels verliert, zum Theil an dem Calcaneus zur Insertion gelangt.

Neben diesen beiden Sehnenendigungen besteht noch eine dritte. Es bildet sich nämlich unterhalb der in Rede stehenden tiefen Portion des kurzen Bicepskopfes ein kleiner spindelförmiger Muskelbauch aus Bündeln, welche sich theilweise von der Unterfläche dieser Portion des Caput breve ablösen, theilweise vom Capitulum fibulae entspringen. Dieses zweiköpfige, schmale Muskelchen entwickelt schon unterhalb des Caput breve eine relativ starke Sehne; diese verläuft mehr dorsal als die oben erwähnte über dem Peronaeus longus, legt sich schließlich an die Sehne dieses Muskels an und begleitet dieselbe in ihrem Verlauf unter dem Retinaculum, um an der lateralen Seite des Fußes zum Theil mit dieser Sehne zu verschmelzen, zum Theil sich mit ihrer Scheide zu verbinden.

Innervation. Dieselbe zeigt an beiden Seiten gleiche Verhältnisse.

Der lange Kopf wird auf die gewöhnliche Weise durch den N. tibialis innervirt. Von dem kurzen Kopf bekommen die oberflächliche und die tiefe Portion je ihren gesonderten Nerven. Beide stammen aus dem N. peronaeus. Der schwächere Nervenast für die oberflächliche Portion ist eine Strecke weit an den Hautnerv angeschlossen, welcher zwischen der Oberschenkel- und der Unterschenkelpartie des langen Kopfes an die Oberfläche tritt. Nach seiner Isolirung verläuft er über die Seitenfläche des kurzen Kopfes und senkt sich

ziemlich proximal an der Außenfläche in die oberflächliche Portion ein. Dieser Nervenast spaltet sich ziemlich hoch von dem N. peronaeus ab. Der Nerv für die tiefere Portion löst sich an der Stelle vom Peronaeusstamm ab, wo derselbe der medialen Fläche dieser Portion angelagert ist. (In der Figur ist dieser Nerv der Übersichtlichkeit wegen eine kurze Strecke vom Stamme abgelöst eingezeichnet.) Der ziemlich starke Nerv tritt an der Innenfläche in den Muskel ein.

Fassen wir kurz die wichtigsten Befunde am Caput breve zusammen, so ist Folgendes hervorzuheben: 1) Die an beiden Seiten scharf ausgesprochene Zweitheilung des Muskels; nur an der Ursprungssehne hängen beide Portionen zusammen. 2) Die scharf abgegrenzte und dem Normalzustand viel näher stehende Insertion der oberflächlichen Portion im Vergleich zu der tiefer gelagerten. 3) Die gesonderte Innervirung beider Portionen, wobei die Eintrittsstellen der Nerven sich an der entgegengesetzten Fläche finden. 4) Die Insertionsverhältnisse der tieferen Portion des Caput breve bicipitis am Fußskelet, wodurch dieselbe in ihrer Funktion sich an die Seite der Peronaealmuskulatur stellt. 5) Die Lagerungsbeziehungen der Sehne des kurzen Kopfes (tiefe Portion) zu Sehnen der Mm. peronaei, insbesondere zu jener des Peronaeus longus. 6) Die Verwachsungen der Sehne des kurzen Kopfes mit jener des Peronaeus longus resp. seiner Scheide.

Die oben beschriebene Variation lässt, wie ich meine, über die Herkunft des kurzen Bicepskopfes nur eine Auffassung zu, und zwar dass dieser Muskel in näherer Beziehung zu der Peronaealmuskulatur stehen muss. Innerhalb dieser Gruppe ist es wiederum der Peronaeus longus, der nähere Verwandtschaft aufweist. Über die Art dieser Beziehung bleiben wir aber noch ganz im Dunklen. Ist der Muskel von einem oberflächlichen Theil des Peronaeus longus abzuleiten, der seinen Ursprung auf das Skelet des Oberschenkels verlegt hat? Vielleicht. — Hat der Muskel einst bei niederen Formen, die am vorliegenden Objekt noch spurweise angedeuteten Beziehungen zum Fußskelet in ausgesprochener Weise besessen? Man gelangte dann zu der Vorstellung, dass bei diesen Formen (Marsupialiern vielleicht) ein Muskel besteht, welcher, ohne mit dem Unterschenkel in Beziehung zu treten, direkt vom Femur zur lateralen Seite des Fußes verläuft; der kurze Bicepskopf würde dann ursprünglich ein M. femoro-tarsalis oder metatarsalis gewesen sein, der seine Insertion

allmählich auf das Capitulum fibulae verlegt hat, indem er dabei den Calcaneus, den Malleolus fibularis und die Fascia cruris als Zwischenstationen benutzte. Die beschriebenen Insertionsbeziehungen der verschiedenen aberranten Bündel beim untersuchten Orang konnten eine derartige Meinung begründen. Ist ferner die an beiden Seiten so stark ausgesprochene Sonderung des Muskels in zwei Portionen eine Andeutung, dass es sich im kurzen Bicepskopf nicht um einen ursprünglich einheitlichen Muskel handelt, sondern um zwei sekundär verwachsene? Die separate Innervation an zwei entgegengesetzten Flächen, die gesonderten Insertionen sind in dieser Hinsicht bedeutungsvoll.

Wird durch den oben beschriebenen Befund beim Orang die Zugehörigkeit des kurzen Bicepskopfes zur Peronaeusgruppe erwiesen, so werden doch durch denselben, wie durch jede anatomische Thatsache, neue Fragen aufgeworfen, die durch weitere Untersuchungen ihrer Lösung zuzuführen sind.

Beide Hinterextremitäten werden in der vergleichend-anatomischen Sammlung des hiesigen Instituts bewahrt.

Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien.

Von

Dr. med. Ernst Göppert,

Privatdocent und Assistent am Anatomischen Institut Heidelberg.

Mit Tafel VIII—XI und 5 Figuren im Text.

I. Theil. Amphibien.

Die folgende Schilderung des Kehlkopfes der *Amphibien* und *Reptilien* soll eine Grundlage bilden für die Untersuchung und Beurtheilung des Kehlkopfes der *Monotremen*, welche ich in nächster Zeit zu veröffentlichen gedenke. Somit werden diejenigen Punkte der Organisation des Kehlkopfes besondere Berücksichtigung erfahren, welche für den von mir verfolgten Zweck von Wichtigkeit sind. Ich will also nicht etwa eine monographische Bearbeitung des Gebietes geben. Ferner wird man nicht erwarten können, durchweg neue Thatsachen in meiner Arbeit zu finden. Die Ergebnisse zahlreicher Forscher, die sich mit dem Kehlkopf beschäftigt haben, sollen vielmehr mit eigenen Beobachtungen zu einer einheitlichen Darstellung verschmolzen werden. Wir beginnen dabei mit dem Skelet des Luftweges.

1. Das Skelet des Luftweges.

Die einfachste Form eines Laryngo-Trachealskelettes treffen wir bei *Necturus* (*Menobranchus*) *lateralis* und *Proteus anguineus*, also bei Formen, die sich auch sonst vielfach durch Bewahrung ursprünglicher Zustände auszeichnen.

Bei ***Necturus*** finden wir jederseits vom Luftweg ein einheitliches hyalines Knorpelstück, die Cartilago lateralis[1] (vgl. Wiedersheim

[1] Der Name Cartilago lateralis stammt von Henle, wurde aber von ihm nur für den caudalen Theil des Laryngo-trachealskelettes, aus welchem das

[13 a] pag. 623 Fig. 484 *A* und WILDER [14 c] Taf. XIX Fig. 1—7[1]). Es beginnt beiderseits in der den Aditus laryngis seitlich begrenzenden Falte, begleitet den ganzen Kehlkopf und endet am Anfangsstück der Trachea. Dabei ist es der Schleimhautauskleidung des Luftweges stets dicht angelagert. In ihrem caudalen Theil stellt die Cartilago lateralis einen dünnen Stab vor. Vorn, im Bereich der Kehlkopfmuskulatur, erfährt sie eine erhebliche plattenartige Verbreiterung und zeigt hier die Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze vom Luftweg abgekehrt ist. Wir können bereits diesen vorderen verbreiterten Theil als Pars arytaenoidea von dem schmalen caudalen Abschnitt unterscheiden. Diesen bezeichnen wir nach seinen späteren Differenzirungsprodukten als Pars crico-trachealis.

An der breiten Pars arytaenoidea finden sich oft Durchbrechungen der Knorpelplatte von unregelmäßiger Form. WILDER (14 c) zeigte, dass jugendliche Individuen derartige Löcher nicht aufweisen. Eben so fehlten sie an einer von mir untersuchten Larve von 43 mm Länge. Sie sind also sekundärer Natur. Übrigens kommen im Arytänoid von Schlangen (*Tropidonotus natrix*) ähnliche Durchbohrungen vor.

Gegenüber *Necturus* weist ***Proteus*** einen vollkommeneren Zustand auf, indem hier die Cartilago lateralis erheblich länger ist. Sie begleitet mit ihrer Pars crico-trachealis den Luftweg bis zu seiner Theilung hinunter. Die Pars crico-trachealis besitzt die Gestalt eines schmalen Stabes, der sich innig der Trachea anschmiegt (Fig. 2 Taf. VIII und Fig. 22 Taf. XI *P.cr-tr*). Die Pars arytaenoidea stimmt im Wesentlichen mit der von *Necturus* überein (vgl. HENLE und WILDER).

An der Grenze der Pars arytaenoidea gegen die Pars crico-trachealis fand WILDER (14 c) das Knorpelgewebe verändert, was sich in seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber aussprach. Es wird hier durch Methylenblau nicht gefärbt, während das unveränderte Knorpelgewebe einen blauen Ton annimmt. Bei dem von mir an einer Querschnittsserie untersuchten Exemplar zeigte sich jederseits dicht hinter den Schließmuskeln des Kehlkopfes die hyaline Grundsubstanz des Knorpels auf einer kurzen Strecke viel spärlicher aus-

---

Cricoid und die Tracheal- und Bronchialringe der höheren Formen hervorgehen, gebraucht. Nach dem Vorgang GEGENBAUR's wird hier das ganze primitive Skeletstück der Luftwege als Cartilago lateralis bezeichnet.

[1] Die Ziffern hinter den Autorennamen verweisen auf das Litteraturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

gebildet als in den übrigen Theilen des Laryngo-Trachealskelettes. Die Zellen lagen in Folge dessen viel dichter an einander als vor und hinter dieser Strecke. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist leicht zu erkennen. Der Knorpel ist an der beschriebenen Stelle biegsamer als in den übrigen Theilen und dies ist gerade dort der Fall, wo die Thätigkeit der Schließmuskeln des Kehlkopfes die Pars arytaenoidea gegen den caudalen Theil des Knorpels bewegen muss. Es wird berechtigt erscheinen, die schwache Ausbildung der Knorpelgrundsubstanz als die Folge der Bewegungen aufzufassen, welche die Arytänoidportion gegen die Crico-Trachealportion ausführt. Es fehlt nicht an Parallelen zu einem derartigen Verhalten. Bei den Salamandrinen ist allgemein der Zusammenhang der knorpeligen Rippe mit ihrem Träger vermittelt durch eine schmale Zone von Knorpelgewebe mit gering entwickelter Grundsubstanz. Dadurch wird die Bewegungsfreiheit der Rippe gewahrt ohne Beeinträchtigung der Festigkeit ihrer Verbindung mit der Wirbelsäule. Das gleiche Verhalten zeigt sich an der Grenze von Rippe und Basalstumpf bei jungen Selachiern und Teleosteern.

Von dem primitiven Verhalten der Cartilago lateralis von *Necturus* und *Proteus* leitet sich zwanglos der Zustand des Laryngo-Trachealskelettes aller übrigen Amphibien ab. Dabei schlägt die Entwicklung verschiedene Wege ein. In einigen Fällen bleibt die Cartilago lateralis als Einheit erhalten. Dies trifft sich, so weit meine Erfahrung reicht, bei *Siren lacertina* und *Amphiuma tridactylum*, wohl auch, wie ich Wilder's Angaben entnehme, bei *Menopoma alleghaniense*.

Die Einheitlichkeit des Laryngo-Trachealskelettes bei *Siren* und *Amphiuma* findet sich bereits in der letzten Arbeit Wilder's (14 c) über den Kehlkopf dargelegt. Nach seiner Schilderung stellt ein vorderer hyalin-knorpeliger Theil des Skelettes die Pars arytaenoidea vor. Die Pars crico-trachealis begleitet, rinnenartig gestaltet, die ganze lang ausgezogene Luftröhre bis zu den Bronchen herab. Sie besteht nur in ihrem caudalen Theil aus Hyalinknorpel. Im vorderen Abschnitt ist das Knorpelgewebe übergeführt in Faserknorpel, in welchem sich nur unregelmäßig vertheilte Inseln von hyalinem Knorpelgewebe finden. Diese Umwandlung des Knorpels (the irregular breaking up of an originally continuous piece) führt Wilder zurück auf das Wachsthum der umgebenden Theile (rapid growth of the surrounding parts). Die Veränderung betrifft nach Wilder

die Gegend dicht hinter der Pars arytaenoidea, d. h. the point which has suffered the most from the strain of growth.

Wir sehen uns jetzt das Laryngo-Trachealskelet von *Siren* etwas genauer an. Ich untersuchte ein junges Exemplar, dessen Kehlkopf und Trachea in eine Querschnittsserie zerlegt wurde (Figg. 8—13 Taf. IX).

Die Pars arytaenoidea besitzt ähnliche Form wie die von *Proteus*, d. h. sie beginnt dünn zur Seite des Aditus laryngis und verbreitert sich caudalwärts, so dass sie im Ganzen, von der Fläche betrachtet, die Form eines Dreiecks aufweist (vgl. WIEDERSHEIM [13 a] Fig. 484 *B*). Sie unterscheidet sich von dem homologen Stück von *Proteus* durch geringere Breite, ein Umstand, der sich auch in der Anordnung der Schließmuskulatur des Kehlkopfes ausspricht, und zweitens durch das Fehlen von Durchbrechungen. Ferner ist die Arytänoidplatte, wie schon die Abbildungen WILDER's (14 a, pag. 680) zeigen, nicht plan, sondern derart gebogen, dass ihr medialer Rand leicht ventralwärts gerichtet ist (Fig. 10 *P.ar*).

Eine Folge dieser Gestalt der Pars arytaenoidea ist, dass der dorsale Theil des Kehlkopflumens sich etwas anders zur Pars arytaenoidea verhält als der ventrale. Der dorsale liegt zwischen den ventralwärts abgebogenen Rändern der Knorpelplatten, der ventrale außerhalb derselben. Der dorsale Theil ist im Bereich des breitesten Abschnittes der Pars arytaenoidea deutlich weiter als der ventrale. Beide Abschnitte unterscheiden sich endlich auch durch das verschiedenartige Verhalten ihres Epithels von einander. Der ventrale ist von zweischichtigem, der dorsale von mehrschichtigem Cylinderepithel ausgekleidet. Beide Epithelarten gehen am medialen Rand der Pars arytaenoidea in einander über.

Gehen wir nun weiter caudalwärts, so sehen wir, dass noch im Bereich der Schließmuskeln die Gestalt der Cartilago lateralis sich ändert. Sie verschmälert sich und nimmt dabei die Form einer Rinne an, welche der lateralen Seite des Larynx angelagert ist und auf seine Dorsal- und Ventralseite übergreift. Gleichzeitig damit vergrößert sich das Lumen des Kehlkopfes im queren Durchmesser. Der Unterschied seines dorsalen und ventralen Theiles verschwindet. In der Querschnittsebene der letzten Fasern der Schließmuskeln setzen sich nun beide Skeletstücke durch eine schmale Brücke hyalinen Knorpels an der dorsalen Seite des Luftweges mit einander in unmittelbare Verbindung, während sie sonst überall getrennt von einander bleiben (Fig. 11 *B*). Median besteht diese Knorpelbrücke

aus etwas kleineren Elementen als im Übrigen. Es liegt hier der früheste Fall eines Zusammenhangs beider Cartilagines laterales vor[1].

Jenseits der Brücke finden wir die Cartilago lateralis (Pars cricotrachealis) wieder rinnenartig gestaltet jederseits in der Begleitung der Trachea (Fig. 12 und 13 *P.cr.tr*). Ihre Ränder sind nicht geradlinig begrenzt, sondern unregelmäßig gestaltet. Besonders schickt der dorsale Rand kleine zungenartige Fortsätze gegen die Medianebene aus.

Innerhalb dieser einheitlichen Cartilago lateralis haben sich nun durch Umwandlungen des hyalinen Knorpels Verschiedenheiten herausgebildet. Untersuchen wir einen Schnitt, der etwa in den Bereich der dorsalen Brücke fällt (Fig. 11), so finden wir im dorsalen Theil des Seitenknorpels und in der Brücke typischen hyalinen Knorpel. Gehen wir weiter ventralwärts, so finden wir in der Grundsubstanz an Masse zunehmende Fibrillen feinster Art, zwischen denen typische Knorpelzellen einzeln oder in Gruppen lagern. In der Nähe des ventralen Randes des Skeletstückes ändern sich endlich auch die Zellen und zeigen den Charakter einfacher Bindegewebszellen. Wir haben also innerhalb des Skeletstückes alle Übergänge von hyalinem Knorpel zu Faserknorpel und zu Bindegewebe. Die ganze Gewebsmasse ist aber derartig scharf gegen die Umgebung abgegrenzt, dass es sich hier nur um eine Differenzirung in einem ursprünglich gleichartigen Gewebe handeln kann. Als solches wird nur der hyaline Knorpel in Betracht kommen können, der sich bei *Proteus* noch an der entsprechenden Stelle findet. Der Bereich des Bindegewebes als Bestandtheil des Skeletstückes ist sehr beschränkt. Schon dicht hinter der Brücke besteht der ganze ventrale Theil der Cartilago lateralis aus Faserknorpel, der gegen den dorsalen Rand in Hyalinknorpel übergeht (Fig. 12). Je weiter wir caudalwärts fortschreiten, desto spärlicher werden in ihm die Fibrillenzüge, bis schließlich der Seitenknorpel in ganzer Dicke aus hyalinem Knorpel besteht (Fig. 13). Im Gegensatz zur Pars arytaenoidea ist aber in den caudalen Theilen der Pars crico-trachealis die Intercellularsubstanz nur schwach entwickelt und damit das ganze Stück biegsamer.

---

[1] Ob hier stets eine Kontinuität besteht, muss ich noch dahingestellt sein lassen. Es ist wohl denkbar, dass bei manchen Exemplaren beide Cartilagines laterales nur mit einander in Berührung treten, ohne zu verschmelzen. So scheint es bei den von Wiedersheim (13 a) in Fig. 484 abgebildeten Thier der Fall gewesen zu sein.

Von Interesse ist das Verhalten der Fibrillen innerhalb des Skelettheiles. Zum größten Theil laufen sie nämlich, vielfach leicht geschlängelt, von der Außen- nach der Innenseite des Knorpels. Dabei beschreiben die dem dorsalen Theil der Cartilago lateralis angehörigen Fibrillen einen leichten Bogen, dessen Konkavität dorsalwärts gerichtet ist (Fig. 11 und 12). Diese ganz gesetzmäßige Anordnung der Fibrillen beweist, dass hier innerhalb der Cartilago lateralis nicht etwa eine Degeneration des Knorpels stattgefunden hat, wie es WILDER annimmt, sondern eine einem ganz bestimmten Zweck dienende Veränderung des ursprünglich hyalinen Knorpelgewebes vorliegt. Der fibrilläre Zerfall der Grundsubstanz erhöht die Biegsamkeit des Skelettes. Dass trotzdem seine Festigkeit und damit seine Bedeutung für den Luftweg nicht leidet, wird erzielt durch die bestimmte Anordnung der Fibrillen. Die Veränderung betrifft gerade die Stelle, welche bei den Bewegungen des Kopfes und der Thätigkeit der Kehlkopfmuskeln im besonderen Maße Biegungen ausgesetzt ist.

In anderer Weise hat sich die Differenzirung der Cartilago lateralis bei *Amphiuma* vollzogen. Ich konnte ein Exemplar, dessen Kehlkopf und Trachea in Querschnitte zerlegt wurde, untersuchen (Figg. 14—17).

Die Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis beginnt jederseits am Kehlkopfeingang als ein Stab von rundlichem Querschnitt. Sie besteht hier schon aus Faserknorpel. Statt hyaliner Grundsubstanz finden wir ein Gewirr feinster Fibrillen, zwischen denen typische Knorpelzellen in ihren Kapseln liegen. Eine bestimmte Anordnung der Fibrillen ist zunächst noch nicht nachweisbar. Eine Änderung in diesem Verhalten tritt an der Stelle ein, welche dicht vor der Insertion des Dilatator laryngis liegt (Fig. 14 Taf. IX). Der Muskel befestigt sich mit ziemlich langer Endsehne an den ventralen Theil des Seitenknorpels. Der ihn aufnehmende Bereich des Knorpels besitzt eine hyaline Beschaffenheit, während der dorsale über der Insertion liegende Abschnitt faserknorpelig bleibt. Die Einheit des ganzen Skeletstückes wird dadurch nicht in Frage gestellt. Der hyalinknorpelige Theil verbreitert sich caudalwärts erheblich, während der dorsale faserknorpelige Theil schmal bleibt. Jenseits der Dilatatorinsertion nimmt dann der hyaline Abschnitt wieder an Breite ab und das Skeletstück bekommt dabei einen sichelförmigen Querschnitt. Es umfasst seitlich und eine Strecke weit auch dorsal und ventral das Lumen des Kehlkopfes (Fig. 15 Taf. X *P.ar*). In ihm

grenzt sich eine dorsale faserknorpelige und eine ventrale hyalinknorpelige Hälfte gegen einander ab, die durch ein gemeinsames Perichondrium zusammengehalten werden. Im hinteren Bereich der Schließmuskeln des Kehlkopfes vereinigen sich die ventralen hyalinen Theile beider Skeletstücke mit einander (Fig. 16). Damit endet vorläufig der Bereich des Hyalinknorpels, während der faserknorpelige Theil sich weiter caudalwärts fortsetzt.

Zum Unterschied von *Siren* finden wir also bei *Amphiuma* einen ventralen Zusammenhang beider Seitenknorpel. Die Brücke, welche ihn herstellt, ist offenbar der Pars arytaenoidea zuzurechnen. Gehört sie doch zu demselben Abschnitt, der die Insertion des Dilatator aufnimmt. Bei *Siren* dagegen kann man im Zweifel sein, ob die Brücke der Pars arytaenoidea oder der Pars crico-trachealis zuzuweisen ist. Wenn man geneigt sein sollte, in ihr einen Bestandtheil der Pars crico-trachealis zu erblicken und sie etwa als den Beginn einer Cricoidbildung zu beurtheilen, so wird man zur Vorsicht gemahnt durch die Erfahrung, dass bei Echidna-Embryonen vorübergehend ein dorsaler Zusammenhang beider Arytänoide besteht. Wir werden also bei *Siren* eine specielle Zutheilung der Brücke zu einem oder dem anderen Abschnitt des Seitenknorpels besser unterlassen.

Caudal von der Brücke beginnt jenseits der Kehlkopfmuskulatur der Bereich der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels, und zwar bildet diese die unmittelbare Fortsetzung des faserknorpeligen Theiles der Arytänoidportion. Sie nimmt die Gestalt einer Rinne an, welche die Trachea seitlich und eine Strecke weit dorsal jederseits umfasst (Fig. 17). Der dorsale Rand jeder Rinne wird mit dem der anderen Seite durch eine derbe Bindegewebslage verbunden.

Die Pars crico-trachealis enthält zunächst gar keinen hyalinen Knorpel. Sie besteht aus Faserknorpel. Nur der ventrale Rand der Rinne besteht anfänglich aus Bindegewebe, in welches der Faserknorpel direkt unter Veränderung des Zellcharakters übergeht. Während sonst ein dichtes Perichondrium das Ganze umhüllt, fehlt hier an vielen Stellen eine Abgrenzung gegen das Bindegewebe der Umgebung (Fig. 17). Erst in einiger Entfernung vom Kehlkopf besteht die ganze den Luftweg schirmende Rinne aus Knorpelgewebe.

Etwas hinter dem Kehlkopf beginnt an der Seite der Pars crico-trachealis die breite Insertion des Musculus dorso-trachealis (Fig. 17 *M.d-tr*). Gleichzeitig damit treten im Inneren des Faserknorpels Inseln hyalinen Knorpelgewebes (*h*) auf. Ihre Anordnung ist

keine beliebige. Wir finden vielmehr eine Reihe von ihnen gerade an der Insertionslinie des Dorso-trachealis, eine zweite im dorsalen Rand des Skeletstückes, also an der Stelle, von welcher, wie oben erwähnt, das Gewebe ausgeht, das beide Knorpelstücke mit einander verbindet. Nur selten liegen hyaline Knorpelinseln außerhalb dieser beiden Reihen.

Im caudalen Bereich des M. dorso-trachealis hört die Regelmäßigkeit dieser Anordnung auf, indem das hyaline Knorpelgewebe an Masse erheblich zunimmt, der Faserknorpel bis auf geringe Reste zurückgedrängt wird.

Endlich habe ich noch zu erwähnen, dass auch hier der Fibrillenverlauf im Faserknorpel der Hauptsache nach von der Außenseite der Cartilago lateralis nach der Innenseite gerichtet ist (Fig. 15—17). Nur am vordersten Ende der Pars arytaenoidea und in den hinteren Theilen der Pars crico-trachealis, in denen der Faserknorpel an Masse zurücktritt, ist diese Anordnung nicht mehr erkennbar. Die Fibrillen des Faserknorpels quellen bei Behandlung mit Essigsäure. Es handelt sich also nicht um elastische Fibrillen.

Bei *Siren* und *Amphiuma* tritt uns also die Cartilago lateralis auf einer hohen Stufe der Differenzirung entgegen. Beide Arten weisen aber in vielen Punkten Verschiedenheiten von einander auf, entsprechend den Unterschieden, die auch in ihrem sonstigen Bau bestehen. Das Verhalten des Seitenknorpels beider lässt sich jedoch auf den einfachen Zustand der Cartilago lateralis von *Proteus* zurückführen. Mit ihm gemeinsam haben sie den Zusammenhang des ganzen Laryngo-Trachealskelettes. Sie unterscheiden sich von ihm einmal dadurch, dass die Pars arytaenoidea eine ganz besondere Ausbildung erfahren hat. Ferner ist eine Verbindung beider Skelettheile im caudalen Bereich der Pars arytaenoidea oder, wie wir bei *Siren* sagen wollen, an der Grenze von Pars arytaenoidea und crico-trachealis aufgetreten. Die Pars crico-trachealis hat sich außerdem zu einer Rinne umgebildet, in welche sich die Luftröhre einbettet. Endlich ist ein großer Theil des hyalinen Knorpels der Pars crico-trachealis in Faserknorpel umgewandelt, der eine größere Biegsamkeit des Skelettes ohne Beeinträchtigung der Festigkeit desselben herbeiführt.

Bei einer anderen Reihe von Formen kommt es zu einer Zerlegung der Cartilago lateralis. Sie erfolgt in verschiedenster Weise, stets aber findet zunächst eine Abgliederung der Pars arytaenoidea

von der Pars crico-trachealis statt, die wir bereits bei *Proteus* in Vorbereitung finden. Wir treffen dann auf eine selbständige Cartilago arytaenoidea. Ihre Sonderung findet sich schon bei Gegenbaur(5) auf die Wirksamkeit der Kehlkopfmuskeln zurückgeführt.

Als Beispiel betrachten wir ***Salamandra maculosa***. Wie bekannt hat sich hier das Arytänoid, ähnlich wie bei den Anuren zu einer flachen Schale umgestaltet, die ihre Konkavität dem Larynx zuwendet. Die Schale ist an ihrem caudalen Theil am breitesten und bedeckt hier die ganze Außenseite des Kehlkopfes. Nach vorn zu läuft hier verschmälert an der Seite der Aditus laryngis aus.

Die Pars crico-trachealis bildet auch hier eine Rinne, die bis zur Zungenwurzel hinabläuft. Aber diese Rinne ist sehr unregelmäßig begrenzt. Ihre Ränder sind stark ausgezackt (vgl. Henle 8, Taf. I. Fig. 16), ihre Kontinuität ist sogar oft unterbrochen (Wilder 14 c, Taf. XIX Fig. 25).

Dass das gesammte Laryngo-Trachealskelet auch ontogenetisch aus zwei den Cartilagines laterales homologen Knorpelstäben hervorgeht, hat Gegenbaur nachgewiesen.

Eine vollkommene Zerlegung auch der Pars crico-trachealis zeigte eine mir zur Verfügung stehende Larve von ***Ichthyophis glutinosa.***

Das Arytänoid beginnt vor dem Bereich der Kehlkopfmuskeln seitlich vom Aditus laryngis als ein Knorpelstab, der caudalwärts ziehend an Dicke zunimmt (G. 6, Fig. IX pag. 52). Zur Aufnahme der Endsehne des Musculus dilatator laryngis sendet es einen Fortsatz nach außen und etwas dorsalwärts.

Caudal vom Arytänoid folgt zunächst jederseits eine Reihe völlig isolirter Knorpelstücke, auf der einen Seite sieben, der anderen acht, die seitlich der sich immer mehr und mehr abflachenden Trachea anliegen und dabei auf deren Dorsalseite überzugreifen beginnen. Diese Stücke sind ausgesprochen paarweise angeordnet. Nur einmal fehlt einem der Knorpel ein Gegenstück. Weiterhin treten die Stücke beider Seiten an der Dorsalseite der Trachea mit einander in Verbindung und es kommt so eine Flucht von typischen Trachealringen zu Stande, welche die Luftröhre dorsal und seitlich umfassen (Fig. 19 Taf. XI *Tr.-R.*).

In etwas anderer Weise hat sich die Umbildung der Cartilago lateralis bei einem anderen Gymnophionen, bei ***Coecilia tentaculata*** vollzogen. Henle zeigte, dass sich hier die beiden Arytänoide an ihrer Basis dorsal vom Kehlkopf breit vereinigen. Auch die nächstfolgenden Abschnitte der alten Cartilago lateralis sind an der Rück-

seite des Luftweges zu einem plattenartigen Knorpelstück mit einander verschmolzen. Wir können hier bereits von einem Cricoid sprechen. In seinem caudalen Theil löst sich die Einheitlichkeit allmählich auf. Es treten Querspalten auf, die es in einzelne Trachealringe zerlegen, die aber anfänglich noch jederseits lateral unter einander zusammenhängen. Der Zusammenhang erhält sich also an der Stelle, an welcher die Cartilago lateralis selbst ihre Lage hatte. Erst auf sie folgen die selbständigen Halbringe, die wir auch bei *Ichthyophis* antrafen.

Vielfache Besonderheiten zeigt das Laryngo-Trachealskelet der ***Anuren***. Wir wollen hauptsächlich im Anschluss an die Darstellung Henle's (8) und an die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von Märtens (9), die uns interessirenden Verhältnisse kurz darstellen. Dabei sei gleichzeitig auf die durch zahlreiche Abbildungen erläuterte Abhandlung Wilder's (14c) verwiesen.

Das Arytänoid besitzt bei den *Anuren* im Vergleich mit seinem Verhalten bei den *Urodelen* eine weit größere Selbständigkeit gegenüber den anderen Theilen des Laryngo-Trachealskelets, welche aus der Pars crico-trachealis der alten Cartilago lateralis hervorgegangen sind. Bei den meisten Formen hat es sich zu großen, schalenartigen Knorpeln umgestaltet und dient nicht nur den Kehlkopfmuskeln als Ansatz, sondern ist auch der Träger der als Stimmband wirkenden Schleimhautfalte geworden.

Vielfach besitzt das Arytänoid kleine Fortsätze, die sich sekundär abgliedern können (Märtens). Ein derartiger Fall liegt bei *Rana* vor. Das betreffende Stück, am cranialen Rand des Arytänoids gelegen, erinnert an die Cartilago Santorini der Säuger, die sich gleichfalls vom Arytänoid sondert, und empfing daher von Henle den gleichen Namen (Wilder's »Apical cartilage«).

Während nun die Vergleichung des Arytänoids der *Anuren* mit dem homologen Stück der *Urodelen* keinen Zweifel darüber lässt, dass es ursprünglich mit den caudalen Theilen des Laryngo-Trachealskelettes eine Einheit bildete, zeigt uns die Ontogenese kaum eine leise Andeutung dieser Beziehung. Märtens (9) fand sogar, dass bei *Alytes obstetricans* das Arytänoid und die Pars crico-trachealis zu einer ganz verschiedenen Zeit der ontogenetischen Entwicklung auftreten, das erstere schon bei ganz jungen Larven, das andere Stück erst in der Zeit kurz vor der Metamorphose. Gerade nur eine Spur der Zusammengehörigkeit beider zeigte sich bei *Bufo*. Hier

entsteht der craniale Theil der Cartilago crico-trachealis gleichzeitig mit dem Arytänoid, und beide Theile stehen durch eine schmale Zellenbrücke mit einander in Zusammenhang. Diese durch MÄRTENS festgestellten Verhältnisse der Ontogenese des Laryngo-Trachealskelettes bieten ein ganz vortreffliches Beispiel für zeitliche Verschiebungen in der Ontogenese und dadurch bedingte cänogenetische Abänderungen derselben.

Die erste Anlage des Arytänoids besitzt ursprünglich die Gestalt eines Stabes, ein Hinweis auf das ursprünglichere Verhalten des Skeletstückes. Dann bildet sich erst die für die Anuren charakteristische Schalenform des Stellknorpels aus.

Im Verhalten der übrigen Theile des Laryngo-trachealskelets vermittelt den unmittelbaren Anschluss an die *Urodelen Discoglossus pictus* (HENLE Taf. I Fig. 39). Hier begleitet caudal vom Arytänoid jederseits ein Knorpelstab den Luftweg. An seinem oralen Ende sind zwei Fortsätze entwickelt, von denen der eine dorsal, der andere ventral gerichtet dem entsprechenden Theil der anderen Seite zustrebt. Wir haben hier, wie sofort in die Augen springt, eine selbständig gewordene Pars crico-trachealis der Cartilago lateralis vor uns, bei der eine besondere Ausbildung des cranialen Endes aufzutreten beginnt.

Bei anderen Formen bilden sich die erwähnten Fortsätze weiter aus, es kommt zu einer Vereinigung derselben. Bei *Pelobates* sind beide Cartilagines (Partes) crico-tracheales an ihrem oralen Theil dorsal mit einander verbunden. Bei anderen Formen findet auch eine ventrale Vereinigung statt und so geht schließlich ein Skeletstück hervor, an dem ein vorderer ringförmiger Abschnitt, dem Arytänoid als Stütze, Kehlkopfmuskeln als Befestigungsstelle dient (Fig. 7 Taf. VIII *Cr*) während jederseits ein Fortsatz von ihm caudalwärts zieht, der dem hinteren Theile der Cartilago crico-trachealis entspricht. Wir bezeichnen den vorderen Theil der Cartilago crico-trachealis als Pars cricoidea (WILDER's Annulus), die paarigen hinteren Theile als Partes tracheales (WILDER's Processus bronchiales). Die Pars cricoidea erhält durch Fortsatzbildungen sekundärer Art eine mehr oder weniger komplicirte Gestalt.

Sehr verschieden verhalten sich bei den verschiedenen Arten die Partes tracheales. Sie können sich auf den nur kurzen unpaaren Theil des Luftweges beschränken oder verschieden weit die aus jenem entspringenden Lungensäcke beziehungsweise Bronchen begleiten. Sie stellen entweder einfache stabförmige Knorpelstücke

vor, oder zeigen gegen ihr Ende hin eine Verbreiterung unter Bildung unregelmäßiger querer Fortsätze. Damit ist der Beginn einer Gliederung der Partes tracheales gegeben, die sich bei den *Aglossa* wirklich vollzieht.

Den vollkommensten Zustand des Cricotrachealskelets zeigt *Pipa*. Wie aus der Untersuchung Grönberg's (7) hervorgeht, ist hier zunächst die Pars cricoidea unter mächtiger Entfaltung gegenüber dem Trachealskelet selbständig geworden. Wir sprechen damit jetzt von einem Cricoid. Das Cricoid, das übrigens nur an der Dorsalseite geschlossen ist, nimmt den größten Theil des unpaaren Abschnittes des Luftweges ein. Dicht hinter ihm gabelt sich letzterer in die ziemlich langen Bronchen. Auf das Cricoid folgen nun eine große Anzahl einzelner Knorpelstücke, welche die Außenseiten des Luftweges stützen, und durch Zerlegung der Partes tracheales entstanden sind.

Beachtenswerth sind diese Verhältnisse desshalb, weil wir hier zum ersten Mal in dem Thierreiche eine dreifache Gliederung des primären Laryngotrachealskelettes finden, nämlich eine Gliederung in Arytänoid, Cricoid, und Tracheal- bez. Bronchialringe.

Bei allen Anuren, besonders ausgeprägt aber bei *Pipa*, sehen wir ferner eine Vergrößerung des Bereichs des Kehlkopfes in caudaler Richtung. Der craniale Abschnitt der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels wird unter Umbildung in das Cricoid zu einem Bestandtheil des Larynx selbst, dem ursprünglich nur die Arytänoide zuzurechnen sind. Die Bedeutung dieses Vorganges liegt einerseits in der Herstellung eines festen Stützpunktes für die Stellknorpel, zweitens aber in der Gewinnung von Ursprungsflächen für die Muskulatur des Kehlkopfes.

Von Interesse ist die Ontogenese der Cartilago crico-trachealis. Wie Märtens (9) gezeigt hat, tritt sie bei *Alytes obstetricans* als ein ziemlich langer Knorpelstab auf, der sich am oralen Ende in einen dorsalen und einen ventralen Fortsatz gabelt. Das ganze Stück erinnert sofort an die Cartilago crico-trachealis von *Discoglossus* (vgl. Märtens [9] Taf. XXIX Fig. 6 und Henle [8] Taf. I Fig. 39). Erst nach der Metamorphose kommt es durch Vereinigung der Processus dorsales und ventrales beider Seiten zur Ausbildung des ringförmigen Schlusses der Pars cricoidea. Bei anderen Formen (*Rana* und *Hyla*) verläuft die Entwicklung in anderer Art. Die als Processus ventrales und dorsales bezeichneten Fortsätze der Cartilago crico-trachealis treten hier als selbständige Knorpelkerne auf, die sich erst sekundär

an der Seite der Stimmlade mit einander verbinden. Von dieser Verbindungsbrücke aus entwickelt sich dann jederseits die Pars trachealis.

Die richtige Beurtheilung dieser ontogenetischen Befunde wird erst ermöglicht durch eine Prüfung der fertigen Verhältnisse bei anderen Arten. Für die ersten Stadien der Entwicklung von *Alytes* erkannten wir bei *Discoglossus pictus* nach HENLE's Beschreibung einen Parallelzustand. Für die ersten Stadien der Entwicklung bei *Rana* und *Hyla* fehlt ein solcher vollständig. Daraus ergiebt sich, wie auch MÄRTENS urtheilt, dass hier eine starke cänogenetische Abänderung der Ontogenese vorliegt, während bei *Alytes* die Phylogenese in der ontogenetischen Entwicklung klarer zum Ausdruck gelangt.

Die Ergebnisse der MÄRTENS'schen Untersuchung zeigen also wieder einmal klar und deutlich, wie eng die Verwendung ontogenetischer Befunde für phylogenetische Ableitungen begrenzt ist. Wenn auch die Ausdehnung der Prüfung auf eine größere Anzahl von Arten die Richtigkeit der Beurtheilung sicherer stellt, so bekommen doch die Resultate erst durch eine vergleichende Untersuchung der fertigen Zustände eine sichere Grundlage. Nur die Kenntnis des fertigen Verhaltens ergiebt die Möglichkeit einer Unterscheidung zwischen Palingenese und Cänogenese.

Auf der anderen Seite ist man sehr wohl im Stande aus einer ausschließlich vergleichend-anatomischen Untersuchung der ausgebildeten Theile auf den Gang ihrer phylogenetischen Entwicklung richtig zu schließen. Ein ausgezeichnetes Beispiel liefert hierfür die HENLE'sche Arbeit. Die von HENLE auf Grund einer rein vergleichend-anatomischen Untersuchung gewonnenen Vorstellungen über die phylogenetische Entwicklung der Cartilago lateralis und ihrer Abkömmlinge ist durch die Kenntnis der Ontogenese in keiner Weise verändert oder auch nur vertieft worden.

Ehe wir jetzt die *Anuren* verlassen, müssen wir noch auf einen weiteren Punkt der Organisation ihres Kehlkopfs eingehen, der eine Parallele zum Verhalten des Organs bei den höchst entwickelten Arten bietet.

Am caudalen Rand der Zungenbeinplatte der *Anuren* entspringen zwei horizontal nach hinten gerichtete Fortsätze, die Processus posteromediales (Thyreoidei, Columellae). Sie fassen gabelartig den Kehlkopf zwischen sich und treten in Verbindung mit der Pars cricoidea der Cartilago cricotrachealis (Fig. 7 *Pr.p-m*). Diese Beziehung ist von

großer Bedeutung für den Kehlkopf. Der Kehlkopf folgt den Bewegungen des Zungenbeins bei der Inspiration in vollkommenster Weise. Vor Allem aber finden an dem Processus postero-medialis eine Reihe von Kehlkopfmuskeln ihre Befestigung; der Anschluss der Processus postero-medialis an den Kehlkopf wird nun ein vollkommener bei *Pipa* (Grönberg [7]). Beide Stücke vereinigen sich nämlich ventral vom Kehlkopf mit einander zu einer breiten Platte, welche sich der Wand des Kehlkopfs selbst anschließt. Die Platte ergänzt das Cricoid, das, wie wir sahen, eines ventralen Zusammenschlusses entbehrte. Sie steht bei der Larve und auch beim Weibchen noch in Verbindung mit dem Körper des Zungenbeins, beim Männchen dagegen hat sie sich von jenem losgelöst und ist zu einem selbständigen Bestandtheil des Kehlkopfskelets geworden.

Bis zu einem gewissen Grade erinnert die hier vorliegende Entwicklung an die Entstehung des Thyreoids der Säuger aus Bestandtheilen des Zungenbeinapparates. Ein derartiger Vorgang steht also keineswegs vereinzelt da. Von einer speciellen Vergleichung beider Erwerbungen kann aber selbstverständlich keine Rede sein. Das Thyreoid ist aus dem vierten und fünften Visceralbogen entstanden. Die Processus postero-mediales haben unmittelbar nichts mit den Kiemenbögen zu thun. Sie sind vielmehr, wie Gaupp zeigte (4a), erst bei der Metamorphose auftretende Fortsätze des Zungenbeinkörpers.

Überblicken wir jetzt noch einmal die vorhergehende Darlegung, so ergiebt sich als ihr Kernpunkt, dass das ursprüngliche Skelet der Luftwege aus einem Knorpelpaar besteht, den Cartilagines laterales (Fig. 2), und dass diese dann in der Reihe der Formen Umbildungen erfahren, die eine größere Anzahl einzelner Theile aus ihnen hervorgehen lassen. Wir bezeichnen die Cartilago lateralis und ihre Abkömmlinge als das primäre Laryngotrachealskelet.

Die Fortentwicklung der Cartilago lateralis wird von verschiedenen Umständen beherrscht. Ihr vorderer Abschnitt steht unter dem unmittelbaren Einfluss der Kehlkopfmuskulatur. Die hier entspringenden und inserirenden Muskeln bedingen seine besondere Gestalt. Die Anordnung der Muskeln, insonderheit die der Konstriktoren, spricht sich treu in seiner Form aus (Fig. 10, 15, 20, 23). Er wird als Pars arytaenoidea des Seitenknorpels bezeichnet.

In Anpassung an die Bewegungen, welche die Pars arytaenoidea bei der Öffnung und Schließung des Aditus laryngis ausführt, kommt

es bei einer großen Zahl von Arten zu ihrer Abgliederung vom übrigen Theil der Cartilago lateralis. Es kommt zur Bildung eines selbständigen Arytänoids. Eine ganz besondere Gestaltung empfängt dasselbe bei den *Anuren*, indem es der Träger des Stimmbandes wird.

Der caudal vom Bereich der Schließmuskulatur des Kehlkopfes gelegene Theil der Cartilago lateralis, die Pars crico-trachealis (Fig. 2), passt sich in immer vollkommenerer Weise der Wand des Luftweges an. Sie dehnt einerseits ihren Bereich über die ganze Länge der Trachea bis zur Lungenwurzel hinab aus, andererseits greift sie, bei höher stehenden Formen, auch auf die Dorsal- und Ventralseite der Trachea über, während sie anfänglich rein seitlich liegt (vgl. Fig. 12 und 22). Dadurch bietet sie eine vollkommenere Sicherung des Lumens, als es früher der Fall sein konnte.

Eine derartige Verbreiterung des Knorpels musste aber andere Veränderungen im Gefolge haben, sollte nicht die Biegsamkeit, die Fähigkeit den Bewegungen des Körpers zu folgen, leiden. Hier sehen wir nun zwei verschiedene Wege eingeschlagen. In einer Reihe (*Siren* und *Amphiuma*) ändert sich das Knorpelgewebe. Statt des hyalinen Knorpels tritt Faserknorpel in weiten Bezirken des Skeletstückes auf. Die Biegsamkeit wird dadurch erhöht, die Festigkeit bei der ganz gesetzmäßigen Anordnung der Fibrillen nicht gemindert (Fig. 12 und 17). Bei anderen Arten vollzieht sich eine Zerlegung des Stückes in einzelne hinter einander gelegene Abschnitte. Den Höhepunkt erreicht diese Entwicklungsrichtung bei den *Gymnophionen*, bei denen aus Bestandtheilen beider Seitenknorpel dorsal geschlossene Trachealringe zur Ausbildung gelangen (Fig. 19).

Die vordersten Bezirke der Pars crico-trachealis dienen, wenigstens bei bestimmten Arten, als Stütze für die beweglich mit ihnen verbundenen Arytänoide und stehen dadurch in etwas anderen Beziehungen als die folgenden Theile des Skelets. Daraus erklärt sich eine Differenzirung innerhalb der Pars crico-trachealis. Sie beginnt bereits bei *Coecilia tentaculata* (Henle). Der orale Theil bildet unter innigerem Zusammenschluss beider Hälften das Cricoid, der caudale das eigentliche Trachealskelet. Die Bedeutung des Cricoids wächst bei den *Anuren* dadurch, dass Theile der Kehlkopfmuskulatur ihre Befestigung an ihm nehmen (Fig. 7). Es wird zu einem Bestandtheil des Larynx selbst. Den Höhepunkt dieser Entwicklung finden wir bei *Pipa americana* erreicht (Grönberg 7). Hier ist aus der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels ein mächtiges Cricoid und

ein aus getrennten Stücken bestehendes Trachealskelet hervorgegangen.

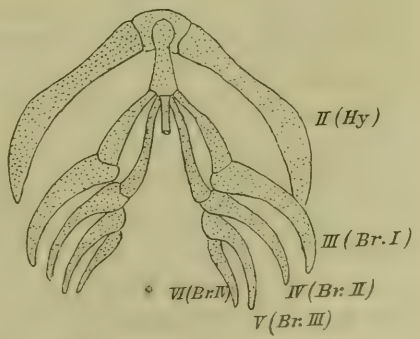
Endlich ist die Thatsache von Interesse, dass schon bei den Amphibien, nämlich bei *Pipa* (Henle und Grönberg), ursprünglich fremde Skeletstücke, Theile des Hyoidapparates als sekundäre Bestandtheile des Skelets in den Verband des Kehlkopfs aufgenommen werden.

Nachdem wir die Umbildung der Cartilago lateralis kennen gelernt haben, wird uns noch die Frage nach ihrer Herkunft beschäftigen müssen. Gegenbaur (5) hat sie bereits beantwortet. Er leitete die Cartilago lateralis vom siebenten Visceralbogen (fünften Kiemenbogen) ab. Wie dieser bereits bei den Fischen (Teleosteer) seiner ursprünglichen Bedeutung als Kiemenbogen entfremdet wird, (Ossa pharyngea inferiora) so geschieht dies auch bei den Amphibien. Er tritt hier in den Dienst des Luftathmungsapparats.

Annähernd gleichzeitig kam Wilder (14b) zu ähnlichen Vorstellungen. Er leitete aber nur das Arytänoid vom siebenten Visceralbogen ab und betrachtete die oben als Cricotrachealskelet bezeichneten Theile als Neubildungen, entstanden durch Knorpelbildung in der Umgebung der Trachealschleimhaut. Wilder hat jedoch neuerdings (14c) seine ältere Auffassung im Sinne der Gegenbaur'schen Ableitung geändert.

Vergleicht man nun die Cartilago lateralis mit den vor ihr gelagerten Visceralbogen, so wird man sich von vorn herein darüber klar sein müssen, dass bei sämmtlichen lebenden Arten der Amphibien das Kiemenskelet eine mehr oder weniger erhebliche Umgestaltung erfahren hat.

Fig. I.



Kiemenskelet von Siren lacertina nach J. G. Fischer (3, Taf. I Fig. 2). 1/1. Bezeichnungen s. die Erklärung der Abbildungen am Schluss der Arbeit.

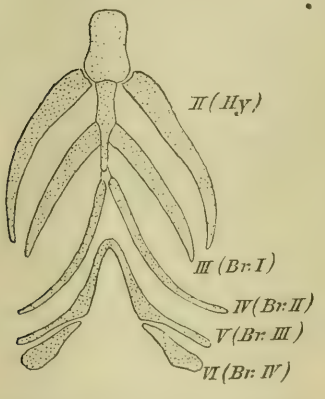
Die Kiemenbogen der *Urodelen* zeigen auch bei den im Wasser lebenden Formen beziehungsweise den Larven terrestrischer Arten eine hochgradige Rückbildung (Fig. I), die hintersten Bogenpaare (V, VI) sind bei sämmtlichen rudimentär. Sie schließen nicht mehr durch ein System von Copulae zusammen,

sondern bleiben mit ihren ventralen Enden weit getrennt von einander. Ihren Halt finden sie an den nächstvorderen Bogen.

Vollständiger erscheint der Branchialapparat bei den *Anuren*-Larven. Der Kiemenkorb ist an der Bauchseite geschlossen. Dabei besteht aber gerade hier an der Stelle des Zusammenschlusses eine hochgradige Koncentrirung in der Richtung von hinten nach vorn, die uns von einem primitiven Verhalten weit entfernt.

Die für die Morphologie des Visceralskelets wichtigsten Zustände treffen wir bei den *Gymnophionen*. P. und F. Sarasin danken wir die Kenntnis der Kiemenbogen der Larve von *Ichthyophis glutinosa* (Fig. II). Wir finden auch hier hinter dem Hyoidbogen [*II(Hy)*] noch vier Paare von Kiemenbogen. Aber nur das letzte Paar [*VI(Br.IV)*], der sechste Visceralbogen (IV. Kiemenbogen), trägt rudimentären Charakter. Der dritte und vierte Bogen (erster und zweiter Kiemenbogen) ist mit dem zweiten, dem Hyoidbogen, in innigem Zusammenhang durch Vermittelung von zwei Copulae. Der fünfte Bogen ist selbständig. Er verbindet sich nur mit dem der anderen Seite in der Mittellinie. An seinem dorsalen Theil befestigt sich der kurze sechste Bogen (vierte Kiemenbogen).

Fig. II.



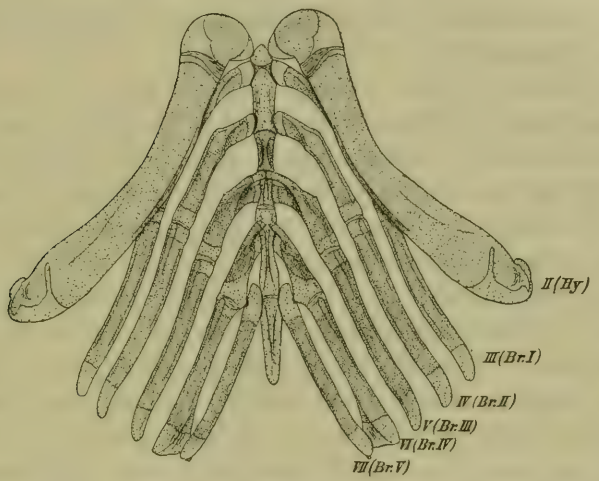
Kiemenskelet einer Larve von Ichthyophis glutinosa nach P. u. F. Sarasin (10, Taf. XXIII Fig. III). $^8/_1$. Bezeichnungen s. die Erklärung der Abbildungen am Schluss der Arbeit.

Der fertige Zustand unterscheidet sich vom larvalen dadurch, dass hier die Copularverbindung zwischen dritten und vierten Bogen geschwunden, und der Rest des sechsten Bogens mit dem dorsalen Theil des fünften verschmolzen ist.

Der Kiemenapparat der *Ichthyophis*-Larve ist offenbar in zwei Punkten ursprünglicher als der der *Urodelen*. Erstens ist hier noch der fünfte Bogen (dritter Kiemenbogen) vollständig ausgebildet. Zweitens, und das ist die Hauptsache, sehen wir die Kiemenbogen in annähernd gleichmäßigen Abständen von einander den Kopfdarm umgreifen. Dies stellt ein sehr primitives Verhalten vor. Das Kiemenskelet von *Ichthyophis* stimmt hierin mit dem der Fische überein. Vergleichen wir es z. B. mit dem ihm entsprechenden cranialen Theil des Branchialskelettes von *Heptanchus* (Gegenbaur [5b] Taf. XVIII Fig. 1), oder des hier wiedergegebenen Kiemenskelettes von *Amia* (Fig. III),

so sehen wir im Wesentlichen die gleiche Anordnung der Theile vor uns. Der Unterschied beruht nur auf einer Rückbildung einzelner Stücke. Ihr sind verfallen Theile des Copularsystems und die

Fig. III.



Kiemenskelet von Amia calva nach Edw. Phelps Allis (1, Taf. XXXIII Fig. 50). 3/4. Bezeichnungen s. die Erklärung der Abbildungen am Schluss der Arbeit.

ventralen Theile des sechsten Bogenpaares. Die Ergänzung zum vollkommenen Fischzustand erfordert nur einen geringen Aufwand von Phantasie.

Andererseits ist die Kenntnis des Hyobranchialapparats von *Ichthyophis* unbedingt nothwendig zum Verständnis des Visceralskelets der Säugethiere. Der Hyoidapparat der Reptilien ist gegenüber den Bestandtheilen des Visceralskelettes, die bei den Säugethieren noch Verwendung finden, stark reducirt. Man vergleiche nur das Zungenbein eines Reptils mit dem vierbogigen Hyoidkomplex der Monotremen. Zur Ableitung des Visceralskelettes der Säuger wird man also nicht auf unsere heutigen Reptilien, sondern auf Formen mit vollständigerem Visceralskelet zurückgehen müssen und gerade die bei *Ichthyophis* bestehenden Zustände sind hierfür von allergrößtem Interesse, obwohl auch sie schon Rückbildungen erkennen lassen.

Denken wir uns nun einen Zustand des Visceralskelettes, wie er sich durch die Ergänzung des *Ichthyophis*-Skelets ergiebt, also einen Zustand, in dem vier wohlentwickelte Kiemenbogen vorliegen, und bringen wir jetzt mit diesen die Cartilago lateralis in Vergleichung,

so wird dieselbe sich einfach als hinterstes Glied einer Reihe von unter sich gleichartigen Stücken darstellen, eben so wie es etwa beim siebenten Bogen von *Amia* der Fall ist [Fig. III *VII* (*Br. V*)]. In dem schräg nach vorn gerichteten Verlauf stimmt sie mit den eigentlichen Kiemenbogen überein (Fig. III). Man würde nicht daran zweifeln, dass sie dem siebenten Visceralbogen (fünften Kiemenbogen) der Fische homolog ist.

Wir sehen also, dass nur die Veränderungen im Gebiete der als Kiemenbogen erhaltenen Theile den Vergleich der Cartilago lateralis mit einem Visceralbogen erschwert, dass aber diese Schwierigkeiten schwinden, sowie wir uns den Urtypus des Kiemenapparates, wie er jedenfalls noch den Stammformen unserer heutigen Amphibien zukam, rekonstruiren.

Suchen wir nun aber nach bestimmten Beweisen für die Kiemenbogennatur der Cartilago lateralis, so finden wir solche im Verhalten ihrer Muskulatur. Der Dilatator des Kehlkopfseinganges, der an der Cartilago lateralis inserirt, ist homodynam den Levatores arcuum branchialium, also ein typischer Kiemenbogenmuskel (siehe unten). Das geht aus seiner Innervation und seiner ganzen Lage hervor. Sein Verhalten zeigt auch, dass er keine besonderen Verschiebungen erfahren hat. Daraus ergiebt sich, dass der Skelettheil, an dem er inserirt, die Cartilago lateralis, eben ein alter Kiemenbogen ist (vgl. auch Wilder, 14 a).

Zwei Umstände mögen bei dem Umbildungsprocess des siebenten Visceralbogens mitgewirkt haben. Einerseits die allmähliche Reduktion der Kiemen, welche im Allgemeinen von hinten nach vorn vorschreitend, dem caudalen Theile des Kiemenskelettes allmählich ihre ursprüngliche Bedeutung raubte. Dazu kam aber, dass das Anfangsstück des Luftweges sich in nächster Nachbarschaft zum hintersten Theile des Kiemenskelettes befand. Man kann sich leicht vorstellen, dass Bewegungen des hintersten siebenten Visceralbogens sich am Lumen des Luftweges bemerkbar machen konnten, sei es im verengernden oder im erweiternden Sinne. Dadurch würde es verständlich werden, dass der seine primitive Funktion allmählich verlierende siebente Bogen neuen Werth und neue Ausbildung gewann durch Anschluss an den Luftweg, durch Umbildung in die Cartilago lateralis. Man könnte also geneigt sein, der Muskulatur des siebenten Bogenpaares eine wichtige Rolle bei seiner Anpassung an die neue Funktion zuzuweisen.

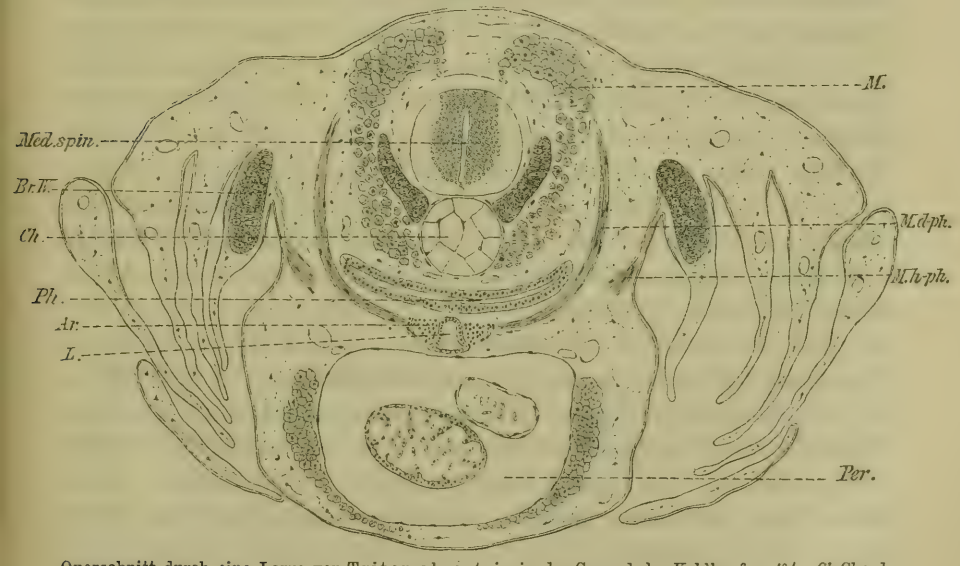
2. Die Muskulatur des Kehlkopfes.

A.

Wir gehen nun zur Untersuchung der Kehlkopfmuskulatur über und besprechen an erster Stelle den Dilatator laryngis.

Der Kehlkopferweiterer nimmt seine Entstehung aus einem, dem hintersten Theil des Kopfes angehörigen Muskel, dem Dorso-pharyngeus (Fig. 1 Taf. VIII (*M.d-ph*) (G. 6, Fig. 2—4 Taf. I). Dieser entspringt in unmittelbarem Anschluss an die Reihe der Mm. levatores arcuum branchialium (*M.lev.* II—IV) von der Nackenfascie. Er zieht von hier abwärts, umgreift den Pharynx, gelangt an dessen Ventralseite und befestigt sich am Laryngo-Trachealskelet (Fig. 2 Taf. VIII und Fig. IV). Seine Übereinstimmung mit den Levatores arcuum ist derartig, dass er nur als hinterstes Glied in der Reihe derselben angesehen werden kann. Er ist ein Levator V. Der ihm zugehörige Visceralbogen ist die Cartilago lateralis, beziehungsweise die aus ihrer Sonderung sich ergebenden Theile. Bereits in seiner vorläufigen Mittheilung drückte Wilder (14 b) die Zugehörigkeit des Dorso-pharyngeus zu den Levatores aus.

Fig. IV.



Querschnitt durch eine Larve von Triton alpestris in der Gegend des Kehlkopfes. $^{40}/_{1}$. *Ch* Chorda dorsalis, *M* Rumpfmuskulatur, *Med.spin* Rückenmark. Die übrigen Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit. Der Schnitt zeigt die Lagerung des M. dorso-pharyngeus zum Pharynx (*Ph*).

Der Dorso-pharyngeus hat in seiner ursprünglichen Bedeutung als Theil der Kiemenmuskulatur die Wirkung, den hinteren Theil

der Kopfdarmhöhle zu verengen. Er ist ein Constrictor pharyngis (Fig. IV *M.d-ph*), wenigstens der vordere Theil des Muskels, der an der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis befestigt ist, wird aber mit der ersteren Leistung die Erweiterung des Kehlkopfeinganges vereinigen.

Der Dorso-pharyngeus tritt uns in sehr verschiedenen Zuständen entgegen, die sich im Verhalten seiner Insertion und seines Ursprungs aussprechen. Beginnen wir zunächst mit den Insertionsverhältnissen.

Den Ausgangspunkt für unsere Betrachtung bietet ***Proteus anguineus*** (Fig. 2 Taf. VIII, Fig. 20 und 21 Taf. XII *M.d-ph*) (G. 6, Taf. I Fig. 6). Hier bildet der Dorso-pharyngeus ein ziemlich breites Band. Er befestigt sich fast in der ganzen Länge der Cartilago lateralis und lässt nur ihr vorderes und hinteres Ende frei. Sein caudaler Theil überragt beträchtlich den Bereich der Schließmuskulatur des Kehlkopfes (*M.lar*). Das gleichartige Verhalten aller Theile des Muskels zeigt, dass wir ein sehr primitives Verhalten vor uns haben.

Eine zweite Art, bei der wir verhältnismäßig einfache Zustände antreffen, ist ***Necturus*** (***Menobranchus***) ***lateralis*** (G. 6, Taf. I Fig. 5). Nur der vordere Theil des Muskels geht hier zum Außenrand der Cartilago lateralis und trennt dort die Ursprünge der Mm. laryngei von einander (Fig. 18 Taf. XI). Der ganze übrige Theil verbindet sich mit dem der anderen Seite in einer Raphe an der Dorsalseite der Trachea (s. G. 6, Taf. I Fig. 5). Mit seinen vordersten Fasern überlagert er dabei noch das caudale Ende der Cartilago lateralis.

Der vordere Theil des Muskels vereinigt Verengerung des Pharynx und Öffnung des Kehlkopfeinganges, der hintere ist ausschließlich Constrictor pharyngis. Beide bilden aber eine ganz zusammenhängende Schicht.

Das Verhalten des Muskels ist leicht abzuleiten von seinem Zustand bei *Proteus*. Es handelt sich offenbar um eine Verstärkung der caudalen Theile des Dorso-pharyngeus. Bei der Kürze der Cartilago lateralis bot diese den sich vermehrenden Muskelfasern nicht mehr die genügende Insertionsfläche. Diese suchten daher ihren Halt durch eine mediane Verbindung mit den anderseitigen dorsal vom Luftweg.

Auch für das Verständnis der übrigen Formen bildet *Proteus* die Grundlage. Von seinem Zustand des Dorso-pharyngeus leitet sich der einer ganzen Reihe anderer Arten durch eine schärfere Sonderung eines Dilatator laryngis ab.

Hierher gehört die Larve von ***Ichthyophis glutinosa***. Eine später zu besprechende Besonderheit besteht darin, dass hier der M. dorso-pharyngeus seinen Ursprung von der Nackenfascie aufgegeben und ihn zum größten Theil auf den vierten Kiemenbogen verlegt hat (G. 6, Fig. I pag. 15 *M.h-ph.int*). Von ihm geht der Muskel als eine breite Platte aus. Seine Fasern ziehen medianwärts. In der Nähe des Luftweges trennt sich der vorderste Theil vom übrigen Muskel ab und inserirt am Arytänoid. Er bildet den Dilatator laryngis. Erst etwas caudal von seiner Ansatzstelle treffen wir dann die Befestigung der übrigen Theile des Muskels, die ich als Hyo-pharyngeus internus bezeichnet habe. Die Hauptmasse trifft mit der der anderen Seite in der Mittellinie dorsal von der Luftröhre zusammen. Nur ein kleines Bündel am hinteren Rand des Muskels befestigt sich an der Seite der Trachea und bewahrt damit noch ein Verhalten, das ursprünglich der Gesammtheit der Fasern zukam. Man ist versucht, die Lösung eines Theiles des Dorso-pharyngeus an der Seite der Trachea in Zusammenhang zu bringen mit der an gleicher Stelle auftretenden Zerlegung der Cartilago lateralis. Statt eines zusammenhängenden Stabes finden wir ja hier von einander getrennte Paare von Knorpelstücken (s. pag. 290).

Schärfer ist die Sonderung des Dilatator laryngis bei ***Amphiuma*** eingetreten (vgl. Wilder, 14 c, Fig. 15 Taf. XIX).

Der Kehlkopf hat hier eine erhebliche Verschiebung in cranialer Richtung erfahren. Bei den *Salamandrinen* finden wir ihn zwischen dem vierten Kiemenbogenpaar, in entsprechender Höhe auch bei *Necturus* und *Proteus*. Bei *Amphiuma* dagegen liegt er in der Querschnittsebene des Ventralendes des zweiten und dritten Kiemenbogens (vgl. Fischer 3, Fig. 5 Taf. I) und demnach ein ganzes Stück cranial vom Ursprungsgebiet des Dorso-pharyngeus. Dort, wo nun dieser Muskel in die Nähe der Trachea gelangt, löst sich von ihm ein Bündel ab und läuft seitlich vom Luftweg nach vorn, um an der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis zu inseriren. Es ist der Dilatator laryngis oder, wie man den Muskel hier bezeichnen kann, der Dorso-laryngeus. Der übrige Theil des Dorso-pharyngeus, den man Dorso-trachealis nennen kann, inserirt an der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels. Die Befestigung beginnt etwas caudal vom Kehlkopf (Fig. 17 Taf. XI *M.d-tr*).

Verwandte Verhältnisse treffen wir bei ***Siren*** (vgl. Wilder, 14 c, Taf. XIX Fig. 13 und 14). Die Lage des Kehlkopfes ist etwa die gleiche wie bei *Amphiuma*. Auch hier trennt sich vom Dorso-

pharyngeus, nachdem er die Ventralseite des Pharynx erreicht hat, der Dilatator laryngis (Dorso-laryngeus) ab, zieht nach vorn und inserirt am Außenrand der Pars arytaenoidea (Fig. 10—12 Taf. IX *Dil*). Der übrige Theil des Muskels inserirt in langer Linie an der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels (Dorso-trachealis). Aber hier folgen die oralen Theile dieser Portion dem Laufe des Dilatator nach vorn. Sie liegen an seiner medialen Seite. Dabei bleibt aber der Dilatator scharf gegen sie abgegrenzt (Fig. 11 und 12 Taf. IX *M.d-tr*). Die Insertionen des Dorso-trachealis gehen bis dicht an die Verbindungsbrücke beider Cartilagines laterales (Fig. 11 *B*) heran. Ihre vordersten Züge strahlen sogar in die Fascie aus, welche die Ventralseite der Schließmuskulatur des Kehlkopfes bedeckt (Fig. 10 *b*). Diese Fasern waren bereits Fischer (3) bekannt, wurden von ihm aber dem Hyo-pharyngeus zugerechnet. Sie werden nach ihm verstärkt durch zahlreiche von der Ventralseite der Trachea entspringende Bündel. Diese sind auch von Wilder (14 a Taf. XIX Fig. 20) dargestellt worden. Wilder beschreibt sie hier als einen besonderen Muskel, den Depressor laryngis, der von der Unterfläche der Trachea entspringt und, nach vorn ziehend, an der Ventralseite des Larynx Befestigung findet.

Die drei zuletzt besprochenen Arten, *Ichthyophis*, *Amphiuma*, *Siren*, haben also mit einander gemeinsam, dass sich im vordersten Theil des Dorso-pharyngeus der Dilatator laryngis als ein besonderes Bündel abgrenzt und mehr oder weniger abzweigt. In anderer Weise differenzirt sich der Dorso-pharyngeus bei den *Salamandrinen*.

Wir untersuchen zunächst die ***Larve*** von ***Salamandra maculosa*** (Fig. 4 Taf. VIII) (vgl. G. 6, Fig. VIII pag. 50). Der M. dorso-pharyngeus (*M.d-ph*) bildet ein ziemlich breites Band. Seine Fasern enden alle in annähernd gleicher Entfernung vom Luftweg in einer parallel zu jenem laufenden Linie. Am cranialen Theil des Muskels entwickelt sich eine lange Endsehne (*a*), die vor dem Sphincter laryngis (*Sph*) am Arytänoid (*Ar*) inserirt. Am Beginn dieser Endsehne entspringen die vordersten Fasern des M. laryngeus ventralis (*M.lar.ventr*). Im übrigen Theil des Dorso-pharyngeus werden die Muskelfasern aufgenommen von einem saumartigen dünnen Bindegewebszug, der, in der Richtung des Luftweges verlaufend, vorn mit der beschriebenen Endsehne in Verbindung steht. Dieser Saum bildet caudal von der Endsehne (*a*) eine Inscriptio tendinea (*J*) zwischen Dorso-pharyngeus und dem größten Theil des Laryngeus ventralis. In seinem hintersten Theil wird er durch lange sehnige

Fäden (*b*) noch am Arytänoid und der Seitenwand der folgenden Strecke der Trachea befestigt.

Das beschriebene Verhalten des Dorso-pharyngeus leitet sich von dem bei *Proteus* vorliegenden Zustand des Muskels in erster Linie durch eine Verschmälerung des Arytänoids ab (G. 6, pag. 54, (vgl. Fig. 2 und 4). Der mediale Rand des M. dorso-pharyngeus bei der *Salamander*-Larve entspricht der Lage nach dem lateralen Rand der Cartilago lateralis von *Proteus*, an dem kurzsehnig der Dorso-pharyngeus inserirt und der Laryngeus entspringt. Verliert die Cartilago lateralis an Breite, so treten diese beiden Muskeln in einer Inskription zusammen. Im Übrigen werden die Sehnenfasern, welche den Dorso-pharyngeus mit dem Skelet verbinden, lang ausgezogen. Dazu kommt aber noch eine Differenzirung innerhalb des Muskels, die sich in dem verschiedenen Verhalten der Insertion seiner einzelnen Theile ausspricht. Vor Allem sehen wir, dass der vorderste Theil durch den direkten Übergang in die Endsehne (*a*) und durch deren Befestigung am vorderen Theil des Arytänoids ausgezeichnet ist und den eigentlichen Dilatator bildet.

Der Dorso-pharyngeus der Larve von ***Triton*** unterscheidet sich von dem der *Salamander*-Larve durch eine erhebliche Verschmälerung (Fig. 3 Taf. VIII *M.d-ph*). Der größte Theil des Muskels geht unmittelbar in die Endsehne über. An der Verbindungsstelle von Muskel und Sehne entspringt der M. laryngeus dorsalis und ventralis (*M.lar.dors* und *ventr*). Nur wenige Fasern, die den caudalen Rand des Muskels bilden, zeigen keinen direkten Übergang in die Endsehne, sondern treten nur mit den hintersten Theilen der Mm. laryngei in einer schmalen Inskription zusammen (Fig. 23 Taf. XI *J*, (vgl. G. 6, Fig. VII pag. 48).

Von dem geschilderten larvalen Verhalten des Muskels ist sein Zustand nach der Metamorphose leicht abzuleiten. Nur der vorderste, schon bei der Larve durch den unmittelbaren Übergang in die Endsehne ausgezeichnete Theil des Muskels bleibt bei *Salamandra* und *Triton* als Dilatator laryngis erhalten (Fig. 5 Taf. VIII *Dil*).

Sehr ähnlich wie bei den *Salamandrinen* ist die Insertion des Dilatator laryngis bei den ***Anuren*** (Fig. 6 und 7 Taf. VIII *Dil*). Auch hier befestigt sich der Muskel vor der Schließmuskulatur am Arytänoid (*Ar*), und zwar an dem den Aditus laryngis begrenzenden Rand des Knorpels. Von einer ursprünglich größeren Breite des Muskels, wie sie bei den *Urodelen* vorliegt, ist nichts mehr nachweisbar. Wir werden aber nicht fehlgehen, wenn wir auch für die

Anuren eine ursprünglich größere Ausdehnung des Muskels annehmen.

Von besonderer Wichtigkeit für die Kenntnis des Dilatator laryngis ist ferner das Verhalten seines Ursprungs, das wir nunmehr betrachten wollen.

Bei einer großen Reihe von Arten finden wir den schon am Beginn dieses Abschnittes geschilderten primitiven Zustand. Der Dorso-pharyngeus entspringt in der Fortsetzung des Ursprungs der Levatores arcuum von der Nackenfascie. Dies ist der Fall bei den ***Salamandrinen*** (Fig. IV pag. 301), bei ***Siredon*** (G. 6, Fig. 2) und bei ***Siren*** (Wilder).

Bei anderen Formen finden wir schon den Beginn einer Verlagerung des Ursprungs, so bei ***Necturus***. Nur ein Theil des Muskels steigt vom Nacken herab (G. 6, Fig. 3). Ein zweiter, mächtiger Theil entspringt weiter ventral, seitlich vom Pharynx von der Fascie der Rumpfmuskulatur (G. 6, Fig. 3 *M.d-ph'*). Endlich umfasst ein dritter, schon von Fischer beschriebener Theil die Dorsalseite des Pharynx und bildet mit dem entsprechenden Theil der anderen Seite eine zusammenhängende dünne Lage zwischen Pharynx einerseits, Wirbelsäule und Rumpfmuskulatur andererseits. Damit besteht hier auf eine kurze Strecke ein geschlossener Ring quergestreifter Muskulatur um den Pharynx.

Auch bei ***Amphiuma*** hat ein kleines Bündel des Muskels seinen Ursprung verlegt, und zwar auf ein Ligament, das vom Branchiale IV ausgeht, caudalwärts zieht und dabei unmittelbar am Dorso-pharyngeus (Fig. 1) vorüberläuft (pag. 309).

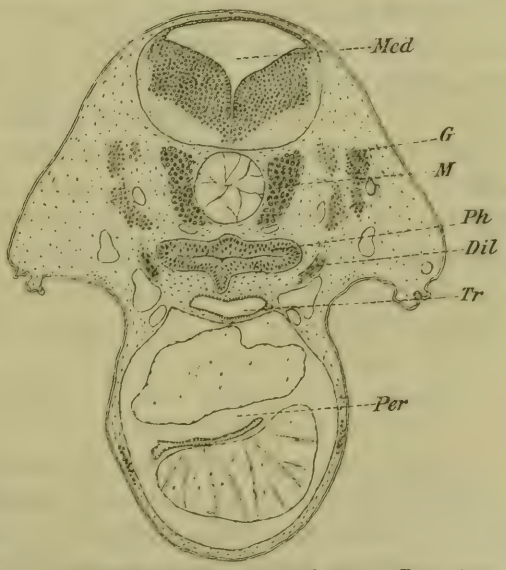
Etwas anders liegen die Dinge bei ***Proteus***. Hier entspringt nur der caudale Theil des Dorso-pharyngeus in der ursprünglichen Weise. Der craniale Theil, also ein zur Pars arytaenoidea des Seitenknorpels gehöriger Abschnitt, hat seinen Ansatz nach vorn auf eine Inscriptio tendinea verschoben, die sich zwischen dem hintersten Theil des Hyo-pharyngeus und dem Levator IV einschiebt (G. 6, Fig. 6 Taf. XVI). Diese Inskription verdankt ihren Ursprung der Rückbildung des vierten Kiemenbogens, von dem der Hyo-pharyngeus entsprang, an dem der Levator IV inserirte. Beide Muskeln mussten beim Schwunde des sie trennenden Knorpels mit einander in einer Naht zusammentreten. Wäre der Arcus branchialis IV erhalten geblieben, so würden wir wohl hier zum ersten Mal den Dilatator laryngis am Kiemenskelet entspringen sehen.

Thatsächlich der Fall ist dies aber bei der Larve von ***Ichthyophis glutinosa***. Hier ist der Ursprung fast des ganzen, dem Dorso-pharyngeus der anderen Formen entsprechenden Muskels auf den vierten Kiemenbogen, der später mit dem dritten verschmilzt, übergewandert. Nur der hinterste Theil des Muskels geht noch von dem Bindegewebe seitlich vom Pharynx aus, entspringt also ähnlich wie ein Theil des Dorso-pharyngeus bei ***Necturus***. Der Ursprung des Dilatator vom Kiemenskelet war übrigens schon HENLE bekannt.

Nach dieser bei *Ichthyophis* gemachten Erfahrung wird das Verhalten des Dilatator bei den ***Anuren*** weniger fremdartig erscheinen, als es sonst der Fall wäre (Fig. 7 Taf. VIII). Hier entspringt nämlich der Muskel mit seinem größten Theil vom Processus posteromedialis des Zungenbeins (*Pr.p-m*), mit einem kleineren Bündel (*d*) noch von der Pars cricoidea (Annulus) der Cartilago crico-trachealis (*P.cr*).

Dass nun aber der Dilatator laryngis thatsächlich dem der *Urodelen* homolog ist, lehrt die Ontogenese des Muskels. Bereits WILDER sagt in seiner vorläufigen Mittheilung (14 b): its homology with the dorso-laryngeus of Urodeles seems to be clearly proven, not merely by the comparison of adult forms, but also by the investigation of frog tadpoles where the relation of parts is almost identical with that of Triton. In der That findet man, wie ich bereits früher zeigte (6), dass bei Larven von *Rana temporaria* von ungefähr 10 mm Länge (Fig. V *Dil*) der Dilatator seitlich vom Pharynx etwa in gleicher Weise entspringt, wie die zweite Portion des Dorso-pharyngeus bei

Fig. V.



Querschnitt durch eine 11 mm lange Larve von Rana temporaria in der Gegend des Ursprungs des Dilatator laryngis (*Dil*). 40/1. Vgl. Fig. IV. *G* Ganglion, *M* Rumpfmuskulatur, *Med* Medulla. Übrige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit. Da der Dilatator laryngis schräg oralwärts zieht, um zu seiner Insertion zu gelangen, ist er hier nur mit seinem dorsalen Theil sichtbar.

Necturus. Wenn wir dort annahmen, dass es sich um eine Verlagerung des Ursprungs handelt, so werden wir auch bei Rana die gleiche Auffassung haben müssen. Die Verhältnisse werden am besten klar werden bei einer Vergleichung der Fig. V und IV. Von seiner Ursprungsstelle aus zieht der Muskel in leichtem Bogen ventralwärts, gelangt an die Unterseite des Pharynx und läuft zur Arytänoidanlage. Die Verlaufsweise stimmt völlig mit der des Dorsopharyngeus überein.

Dieses Verhalten ändert sich allmählich. Der Ursprung wird an die Ventralseite des Pharynx verlagert. Damit bekommt der Muskel einen annähernd horizontalen Verlauf (Fig. 6 Taf. VIII *Dil*). Die Erinnerung an eine Zeit, in welcher der Muskel die Eigenschaften eines Constrictor pharyngis mit denen eines Dilatator laryngis vereinigt, ist jetzt ganz verwischt. Zum ersten Mal in der Thierreihe treffen wir einen ganz ausschließlich auf den Kehlkopf wirkenden Dilatator.

Durch die Veränderungen, die sich während der Metamorphose abspielen, gewinnt der Muskel endlich eine Ursprungsstelle am Skelet, und zwar an dem neu sich bildenden Processus postero-medialis (Gaupp [4]) des Zungenbeins und weiterhin an einer benachbarten Stelle der Pars cricoidea (Annulus) des Laryngo-Trachealskelettes (Fig. 7 *d*). Somit finden wir hier auch das erste Beispiel eines Ursprungs des Dilatator laryngis am Kehlkopfskelet selbst, und zwar erkannten wir diese Befestigungsweise als eine sekundäre Erwerbung.

Auch im Verhalten des Dilatator laryngis stehen also innerhalb der Amphibienklasse die *Anuren* am höchsten.

Aus dem Vorhergehenden wird, wie ich hoffe, klar geworden sein, dass wir mit genügender Sicherheit die einzelnen Vorgänge verfolgen können, die einen Dilatator laryngis entstehen lassen. Der Muskel stammt von einem Bestandtheil der Kiemenmuskulatur, von einem Levator arcus V ab, der als M. dorso-pharyngeus bezeichnet wird (Fig. 1 und 2). Der vorderste Theil dieses Muskels kommt hier in Frage, nämlich derjenige, welcher an der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis beziehungsweise am Arytänoid Befestigung nimmt. Er vereinigt ja von vorn herein mit der Wirkung eines Constrictor pharyngis die eines Kehlkopferweiterers (Fig. IV pag. 301). Im einfachsten Verhalten zeigt der craniale Theil des Dorso-pharyngeus keinerlei Besonderheit (Fig. 2), dann erkennen wir aber, wie er sich

allmählich von dem caudalen Abschnitt des Muskels trennt oder doch wenigstens selbständiger wird (Fig. 4), und bei einigen Formen nach Rückbildung der übrigen Theile des Dorso-pharyngeus allein als Dilatator laryngis (Dorso-laryngeus) übrig bleibt (erwachsene *Salamandrinen*) (Fig. 5). Dabei behält er zunächst noch seine Doppelnatur als Schlund- und Kehlkopfmuskel bei. Wir sahen aber, wie sich eine ventralwärts gerichtete Verlagerung des Ursprungs anbahnt (Fig. V pag. 307), die allmählich den Muskel der Beziehung zum Pharynx entkleidet und ihn ausschließlich in den Dienst des Larynx stellt (*Anuren*, Fig. 7). Der Dilatator wird dadurch zu einer einseitigeren, aber gerade desshalb vollkommeneren Leistung befähigt, als ihm ursprünglich zukam.

B.

Ehe wir jetzt zur Besprechung der Schließmuskulatur des Kehlkopfes kommen, müssen wir uns noch mit einem Muskel beschäftigen, der in naher Beziehung zu ihr steht, mit dem Hyo-pharyngeus (Hyo-trachealis). Nur den *Anuren* fehlt, wenigstens in typischer Ausbildung, ein solcher Muskel.

Der Hyo-pharyngeus gehört seiner Leistung nach mit dem Dorso-pharyngeus als Constrictor pharyngis zusammen. Nehmen wir als Beispiel die ***Salamandra-*** oder ***Triton***-Larve (Fig. 3 Taf. VIII *M.h-ph*). Hier entspringt der Hyo-pharyngeus als eine breite annähernd wagrecht gelagerte Muskelplatte vom vierten Kiemenbogen (*Br. IV*). Er schiebt sich zwischen Pharynx und Perikardialsack ein. Dabei ist die Anfangsstrecke des Luftweges seiner Dorsalfläche aufgelagert. Die Muskeln beider Seiten treffen median in einer Naht zusammen.

Etwas weniger einfach ist der Ursprung des Muskels bei ***Amphiuma***, wie schon Wilder zeigt (14 c, Taf. XIX Fig. 16) (Fig. 1 Taf. VIII *M.h-ph.*). Er beginnt nämlich mit zwei getrennten Bündeln, die sich aber bald vereinigen. Ein vorderes geht vom vierten Kiemenbogen aus, ein hinteres vom oberen Ende dieses Bogens und weiter von einem hier entspringenden Band. Letzteres zieht caudalwärts und spaltet sich am vorderen Rand des Dorso-pharyngeus (*M.d.-ph.*) in zwei Schenkel, die jenen Muskel zwischen sich fassen. Beide Schenkel befestigen sich dann am nächsten transversalen Myoseptum des M. sterno-hyoideus (*St.-hyoid*). Am Anfangstheil des Ligaments inserirt ein Theil des Levator arcus branchialis IV (*M.lev.IV*).

Auch die ***Ichthyophis***-Larve besitzt einen dem der *Urodelen* gleichgearteten Hyo-pharyngeus (G. 6, Fig. 1 pag. 15 *M. h-ph*).

Bei ***Necturus*** und ***Proteus*** geht nun aber der vierte Kiemenbogen, an dem der Hyo-pharyngeus sonst entspringt, verloren. Indem der zwischen der Insertion des Levator IV und dem Ursprung des Hyo-pharyngeus ursprünglich lagernde Knorpel schwindet, treten beide Muskeln in einer kurzen Inscriptio tendinea zusammen. Die Hauptmasse des Muskels (Hyo-pharyngeus) verlegt jedoch ihren Ursprung auf den vorhergehenden, den dritten Kiemenbogen (G. 6, Taf. I Fig. 3, 4, 6).

Der Hyo-pharyngeus entspringt also bei *Necturus* und *Proteus* vom dritten Kiemenbogen. Von dessen dorsalem Theil geht der Ursprung ganz unmittelbar auf die erwähnte caudalwärts ziehende Inscription über, an der von der Dorsalseite her der Levator inserirt. Der Stelle, an der die Spitze des vierten Kiemenbogens ursprünglich lag, entspricht das caudale Ende der Inscription. Sie ist noch durch ein Band ausgezeichnet, das von ihr zum oberen Ende des dritten Bogens zieht. Auch die oberen Enden der drei ersten Bogen stehen in Bandverbindung mit einander.

Hier schließt sich das Verhalten des Hyo-pharyngeus von ***Cryptobranchus japonicus*** an, wie es Fischer unter richtiger Deutung schildert. Bei diesem Thier ist auch der dritte Kiemenbogen rückgebildet. Die Folge ist, dass auch der Levator III mit dem Hyo-pharyngeus, der schon nach dem Schwund des vierten Kiemenbogens auf den dritten übergegangen war, in Verbindung tritt. Wir brauchen uns nur die Inscription, welche bei *Necturus* den hinteren Theil des Hyo-pharyngeus entsendet, bis zum zweiten Kiemenbogen fortgesetzt zu denken und uns vorzustellen, dass an ihr der ganze Hyo-pharyngeus entspringt, der Levator III und IV inserirt, um ein Bild von dem Zustand bei *Cryptobranchus* zu bekommen.

Auch bei der Metamorphose der ***Salamandrinen*** bildet sich der vierte Kiemenbogen zurück. Auch hier tritt damit der Levator IV und der Hyo-pharyngeus in einer Inscription zusammen. Es entsteht dadurch ein den Pharynx umziehendes Muskelband, der Digastricus pharyngis, dessen Komponenten durch die erwähnte Inscription dauernd unterscheidbar bleiben (vgl. G. 6, Taf I Fig. 1).

Meine bereits 1894 vertretene Auffassung von der Verschiebung des Hyo-pharyngeus-Ursprungs auf den dritten Kiemenbogen bei Rückbildung des vierten hat durch Wilder (14c) Widerspruch erfahren. Wilder meint, dass ursprünglich jedem Kiemenbogen ein Muskel

zukam, der dem Hyo-pharyngeus des vierten Bogens gleicht. WILDER nennt derartige Muskeln »Pharyngo-branchiales«. Die Portion des Hyo-pharyngeus, welche bei *Necturus* und *Proteus* vom dritten Bogen entspringt, soll eben dieser »Pharyngo-branchialis« des dritten Bogens, nicht, wie ich meinte, ein Theil des ursprünglich dem vierten Bogen zugehörigen Muskels sein.

Dagegen muss eingewendet werden, dass erstens der Hyo-pharyngeus von *Proteus* und *Necturus* ein ganz einheitlicher Muskel ist, an dem eine Abgrenzung in einen Pharyngo-branchialis III und IV, wie es auf WILDER's Fig. 8 (Taf. XIX) scheint, nicht möglich ist. Schon bei der Larve von *Necturus* besteht diese Einheitlichkeit. Zweitens müsste der Nachweis geliefert werden, dass auch bei Amphibien mit vollständigem Kiemenskelet ein Pharyngo-branchialis III existirt, neben dem vom Branchiale IV entspringenden Hyo-pharyngeus. Ein derartiger Fall ist mir bisher nicht bekannt geworden. Ich muss also an meiner bisherigen Auffassung festhalten.

Wir wenden uns nunmehr zur Besprechung der Schließmuskeln selbst.

Die ursprünglichsten Zustände treffen wir bei ***Necturus*** und ***Proteus*** (G. 6). Den Verschluss des Aditus laryngis besorgen hier zwei Muskelpaare, die von mir als Mm. laryngei bezeichnet wurden. Wir unterscheiden ein dorsales und ein ventrales Paar.

Beide Paare entspringen bei *Proteus* an der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis und vereinigen sich in einer median gelegenen Naht mit dem Muskel der anderen Seite, dorsal beziehungsweise ventral vom Kehlkopf (Fig. 2 Taf. VIII und Figg. 20 und 21 Taf. XI *M.lar.dors.* u. *ventr*). Seitlich werden Laryngeus ventralis und dorsalis durch die Insertion des Dorso-pharyngeus (*M.d-ph*) von einander getrennt.

Die ventralen Mm. laryngei lagern sich unmittelbar dem Hyo-pharyngeus (*M.h-ph*) auf und treffen auch in dessen Linea alba mit einander zusammen. Sie besitzen dieselbe Verlaufsrichtung wie jener Muskel. Die dorsalen Laryngei andererseits setzen die Verlaufsrichtung des Dorso-pharyngeus (*M.d-ph*) fort. Nur im Bereich der Durchbohrung der Pars arytaenoidea (Fig. 21) schlägt ein medialer Theil einen etwas steileren Verlauf ein, indem er von der inneren Umgrenzung des Loches entspringt.

Als zweites Beispiel für das primitive Verhalten der Konstriktoren schildern wir die Schließmuskeln eines jungen 43 mm langen Exemplares von *Necturus lateralis* (Fig. 18 Taf. X).

Auch hier lagert sich der M. laryngeus ventralis (*M.lar.ventr*) als ein flach ausgebreiteter Muskel auf das innigste der Dorsalseite des M. hyo-pharyngeus (*M.h-ph*) an, eine Thatsache, die durch Wilder mir gegenüber in Abrede gestellt worden ist (14c, pag. 298). Beide Laryngei ventrales verbinden sich in derselben Linea alba, welche die Hyo-pharyngei aufnimmt. An seinem lateralen Ende befestigt sich jeder von ihnen am Außenrand der Cartilago lateralis (*P.ar*) und an der in ihrem oralen Theil kurzen Endsehne des Dorso-pharyngeus (*M.d-ph*). Weiter caudal gehen die Fasern von der hier länger werdenden Endsehne dieses Muskels aus.

Der Laryngeus dorsalis (*M.lar.dors*) übertrifft, wie es übrigens auch bei *Proteus* der Fall ist, den ventralen Muskel an Mächtigkeit. Er entspringt vorn an der Dorsalseite der Cartilago lateralis in der Nachbarschaft ihres Seitenrandes. Weiter rückwärts tritt, gleichzeitig mit der Verschmälerung des Seitenknorpels und einer entsprechenden Verlängerung der Endsehne des Dorso-pharyngeus der Ursprung des Muskels auf diese über. Beide Laryngei dorsales laufen annähernd horizontal medianwärts, um sich in einer Linea alba zu vereinigen. In der gleichen Linea alba treffen noch im caudalen Bereich des Laryngeus dorsalis Theile des Dorso-pharyngeus zusammen, die, wie wir oben erwähnten, ihre Insertion an der Cartilago lateralis aufgegeben haben (s. pag. 302).

Bei Betrachtung des Querschnittsbildes des Kehlkopfes von *Proteus* und *Necturus* (Fig. 20, 21 und Fig. 18) fällt sofort die außerordentlich flache Anordnung der Mm. laryngei auf. In dieser Eigenschaft stimmen beide mit den Pharynxmuskeln, d. h. mit dem Dorso- und Hyo-pharyngeus überein. Sie besitzen die Verlaufsrichtung der Pharynxkonstriktoren. Wenn sie also auch den Kehlkopfeingang schließen, so werden sie andererseits doch im Stande sein die Wirkung der Pharynxkonstriktoren unmittelbar zu unterstützen. Tritt beim Schluckakt der Dorso-pharyngeus in Thätigkeit, so kontrahiren sich jedenfalls gleichzeitig die Mm. laryngei und verhindern, dass durch den Dorso-pharyngeus die Cartilagines laterales seitlich verlagert werden und damit ein Theil der Muskelwirkung vergeudet wird. Wir können sagen, dass unter diesen Umständen der Dorso-pharyngeus und die Mm. laryngei wie ein einziger Muskel wirken. Ein ganz gleichartiges synergistisches Verhältnis besteht ja auch zwischen Levator arcus IV und Hyo-pharyngeus (vgl. Fig. 1). Wirken beide einzeln, so zieht allerdings der eine den vierten Kiemenbogen dorsalwärts, der andere ventralwärts. Wirken sie aber gleichzeitig, so er-

giebt sich daraus eine Verengerung des Pharynx. Aus diesen Gründen sind wir berechtigt den Schließmuskeln in ihrem primitiven Verhalten eine Zwitternatur zuzusprechen. Sie sind nicht nur Kehlkopf- sondern gleichzeitig noch Pharynxmuskeln. Sie zeigen also ein ähnliches Verhalten, wie der Dilatator laryngis in seinem ursprünglichen Zustande (*Proteus*).

Dieser bereits 1894 von mir vertretenen Ansicht ist durch WILDER (14c) widersprochen worden. WILDER betont, dass die Mm. laryngei und der Dorso-pharyngeus Antagonisten sind und meint, dass es schwer einzusehen ist, wie beide gleichsinnig wirken sollen. Das Verständnis dieses Verhaltens ist aber leicht, wenn man sich eben klar macht, dass sowohl der Dorso-pharyngeus wie die Mm. laryngei in der oben besprochenen Weise eine doppelte Wirkung besitzen. Sie sind allerdings als Kehlkopfmuskeln Antagonisten, als Pharynxmuskeln sind sie desshalb doch Synergisten. Ähnliche Verhältnisse treffen wir ja auch sonst oft genug an. Die Mm. extensor carpi radialis longus und brevis des Menschen und andererseits der Flexor carpi radialis, eben so der M. extensor carpi ulnaris und andererseits der Flexor carpi ulnaris sind Antagonisten in der Ablenkung der Hand von der gestreckten Stellung nach der Dorsal- beziehungsweise Volarseite. Sie sind dagegen Synergisten, wenn sie bei gemeinsamer Wirkung Abduktion und Adduktion der Hand hervorrufen. Der M. temporalis und pterygoideus internus des Menschen wirken antagonistisch, wenn der eine den Unterkiefer rückwärts, der andere vorwärts bewegt, sie wirken synergistisch beim Heben des Kiefers. Die Zahl derartiger Beispiele ließe sich noch beliebig vermehren.

Die Mm. laryngei finden wir wieder bei ***Siren lacertina*** (Fig. 8—10 Taf. IX *M.lar.dors* und *ventr*). Sie sind hier bereits von WILDER (14a) beschrieben worden. Damals beurtheilte allerdings WILDER noch den Laryngeus dorsalis als einen Dilatator laryngis. WILDER hat auch bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Muskeln hier mehr in der Form eines Ringes angeordnet sind (14c). In der That zeigen Querschnitte, dass die Laryngei ventrales annähernd kreisförmig verlaufen. Die Laryngei dorsales haben dagegen eine flachere Anordnung beibehalten.

Durch dieses Verhalten unterscheiden sich jetzt die Schließmuskeln des Kehlkopfes von den Pharynxmuskeln. Es scheint mir, als wenn diese Änderung in Zusammenhang steht mit der Änderung im Verhalten des Dilatator. Auch der Dilatator (*Dil*), der vorderste

Theil des Dorso-pharyngeus, läuft anders als der entsprechende Theil bei *Proteus* und *Necturus* (s. pag. 304). In Folge der Vorlagerung des Kehlkopfes (s. o.) zieht er in der Nähe seiner Insertion in der Richtung von hinten nach vorn, nicht mehr quer von der lateralen nach der medialen Seite. Eine mit der seinen gleich gerichtete Wirkungsweise der Laryngei ist dadurch unmöglich. Sie geben daher auch die gleichartige Verlaufsrichtung auf, schließen sich sphinkterartig inniger dem Kehlkopf an und verlieren dadurch ihre ursprüngliche Ähnlichkeit mit den Pharynxmuskeln.

Für uns ist besonders bemerkenswerth, dass bereits hier die Mm. laryngei eine Anordnung zeigen, die wir später auch bei *Säugethieren* wiederfinden. Es ist nicht mehr zweifelhaft, dass wir die Laryngei dorsales mit den Interarytaenoidei, die ventrales mit den seitlichen Schließmuskeln homologisiren müssen.

Ein zweiter Unterschied gegenüber *Proteus* und *Necturus* besteht in der Entfernung der Schließmuskulatur aus dem Bereich des Hyopharyngeus, die gleichfalls auf der Vorlagerung des Kehlkopfs beruht (vgl. Wilder 14a, Taf. XXXIX Fig 7 und 14c, Taf. XIX Fig. 13 und 14).

Dabei muss aber bemerkt werden, dass der von Wilder als Hyo-pharyngeus bezeichnete Muskel eine andere Lagerung besitzt als der Hyo-pharyngeus der übrigen Arten. Er entspringt allerdings vom letzten Kiemenbogen, liegt aber dorsal vom Dorsopharyngeus, nicht wie sonst ventral von ihm, und inserirt an der Außenseite der Pars crico-trachealis der Cartilago lateralis, während er ja sonst ventral vom Luftweg mit dem anderseitigen zusammentrifft. Dieses Verhalten müsste erst eine Erklärung finden, ehe man mit Sicherheit den Muskel als Hyo-pharyngeus ansprechen kann.

Wir untersuchen jetzt die laterale Befestigung der Mm. laryngei. Beide entspringen vorn jederseits von einem Sehnenblatt, das von der Außenseite der schmalen Enden der Pars arytaenoidea des Seitenknorpels ausgeht und wie eine Inscription zwischen den Laryngeus ventralis und dorsalis eingeschaltet ist (Fig. 8). Dabei liegen beide Muskeln zunächst etwas entfernt vom Knorpel. Weiter caudalwärts verbreitert sich allmählich der Arytänoidknorpel und rückt zwischen die Mm. laryngei ein, während sich dem entsprechend das Sehnenblatt verschmälert (Fig. 9). Endlich erreicht der Knorpel die Oberfläche, so dass er nun allein die Befestigungsstelle der Muskeln abgiebt (Fig. 10). Hier inserirt am Außenrand der Dilatator (*Dil*). Der

Ursprung der Laryngei reicht noch ein kleines Stück caudalwärts über den Bereich des letzteren hinaus.

Mit seinem medialen Ende inserirt der Laryngeus ventralis in einer medianen Raphe, die sich oralwärts in das derbe Bindegewebe fortsetzt, das den Kehlkopfeingang ventral und seitlich umhüllt (Fig. 8). Dieses Bindegewebe befestigt sich weiter vorn an der Dorsalseite der Copula, welche den ersten und zweiten Kiemenbogen aufnimmt (Fig. I), und vermittelt damit eine Fixirung des Kehlkopfes am Visceralskelet. Die Mm. laryngei dorsales treffen gleichfalls in der Medianebene, aber dorsal vom Kehlkopf in einer Naht zusammen. Letztere ist stellenweise verwischt.

Das Verhalten der lateralen Befestigung der Laryngei ist leicht abzuleiten von der Art und Weise ihrer Anheftung bei *Proteus* (Fig. 20). Wir brauchen uns dabei nur vorzustellen, dass die Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis sich in ihrem vorderen Theil stark verschmälert hat und dass außerdem die Insertion des Dilatators auf einen kleinen Bezirk im caudalen Theil des Arytänoidstückes beschränkt wurde, dass jedoch dabei die seitliche Trennung der Laryngei erhalten blieb.

Wie schon Wilder hervorgehoben hat, ist nun aber die seitliche Trennung der Laryngei dorsales und ventrales nicht vollkommen. Auch ich fand an einzelnen ganz beschränkten Stellen im vorderen Bereich der Muskeln Zusammenhänge zwischen beiden, meist an der Oberfläche (Fig. 9 links), einmal auch im Inneren der Muskeln derart, dass die beide sonst scheidende Membran eine lochartige Durchbrechung aufwies. In diesem Verhalten erkennt man die Möglichkeit, dass die Laryngei einmal ihre laterale Trennung aufgeben und jederseits zu einem Halbring verschmelzen könnten.

Zu denjenigen *Urodelen*, bei welchen die primitiven Schließmuskeln bestehen geblieben sind, gehört auch ***Menopoma***, wie aus der Darstellung Fischer's hervorgeht. Wilder (14c) fügte hinzu, dass auch hier die Anordnung der Mm. laryngei nicht flach, wie bei *Proteus* und *Necturus*, sondern mehr ringförmig ist. Auch hier können wir diese Thatsache mit der Verschiebung des Kehlkopfes in Zusammenhang bringen. Auch hier muss der Dilatator von hinten nach vorn laufen, um seine Insertionsstelle zu erreichen (Wilder 14c, Fig. 23 Taf. XIX). Dadurch ist die frühere Übereinstimmung in der Verlaufsrichtung des Dilatators und der Laryngei gestört und ihre gleichsinnige Betheiligung bei der Verengerung des Pharynx unmöglich gemacht. Die Folge hiervon ist, dass die Schließmuskeln

sich vollkommener der Gestalt des Kehlkopflumens anpassen. Als zweite Folge der Verlagerung des Kehlkopfes erkennen wir seine Entfernung aus dem Bereich des M. hyo-pharyngeus.

Den bisher besprochenen Arten stehen eine ganze Anzahl anderer gegenüber, bei denen die ursprüngliche Trennung der Kehlkopfkonstriktoren in vier Muskeln mehr oder weniger verwischt ist. Hierzu gehört *Amphiuma*, den wir an erster Stelle betrachten wollen. In der Litteratur finde ich nur bei Fischer (pag. 100) die Angabe, dass hier der Constrictor aditus laryngis seine Fasern um die Stimmlade herumschickt, ohne in verschiedene Partien gesondert zu sein. Seine Fasern seien kurz, sphinkterartig von einem Punkt bis zu einem ganz benachbarten quer verlaufend, von wo ihr Lauf alsdann durch andere fortgesetzt werde.

Wir untersuchen eine Querschnittsserie des *Amphiuma*-Kehlkopfes und finden hier einen starken aus zwei symmetrischen Theilen sich aufbauenden, ringförmigen Muskel (Fig. 15 Taf. X *Sph*), wie er uns ähnlich bei der Mehrzahl der *Reptilien* begegnet. Beide Hälften treffen an der Ventralseite des Kehlkopfes in einer schmalen Naht, dorsal in einer etwas längeren Zwischensehne zusammen. Wir bezeichnen den Muskel als Sphincter laryngis.

Sehen wir uns jetzt nach der Insertion des Dilatators um, so finden wir sie im vordersten Bereich des Sphinkters. Der Dilatator befestigt sich an einer schmalen Stelle am Außenrand der Pars arytaenoidea des Seitenknorpels derart, dass ein ganz kleines Bündel des Sphinkters noch vor ihm lagert, während dessen Hauptmasse sich caudal von ihm findet. Die kurze Endsehne des Dilatators durchbricht also jederseits den Sphinkter in der Nähe seines vorderen Randes. Betrachten wir die Endsehne genauer, so sehen wir, dass von ihr aus nach der Ventralseite zu Muskelbündel ausgehen, die sich dem Sphinkter anschließen. Ähnlich scheinen auch dorsal Muskelfasern von ihr zu entspringen, die den dorsalen Theil des Sphinkters verstärken.

Es erscheint ausgeschlossen, den Befund bei *Amphiuma* etwa von dem bei *Siren* ableiten zu wollen. Beide ähneln einander in der einem Ring vergleichbaren Anordnung der Schließmuskulatur. Bei *Siren* finden wir aber die Insertion des Dilatators am caudalen, bei *Amphiuma* am oralen Theil der Arytänoidportion. Wir gehen vielmehr wieder auf einen Zustand zurück, wie ihn *Proteus* bietet, und verstehen nun leicht das Verhalten von *Amphiuma*. Wir haben

hier einmal eine Beschränkung der Dilatatorbefestigung auf eine kleine Stelle des Kehlkopfskelettes, außerdem eine erhebliche Verschmälerung des letzteren (Fig. 15 *P.ar*) und endlich eine seitliche Vereinigung der früher durch den Dorso-pharyngeus von einander getrennten Mm. laryngei, so dass je ein Laryngeus dorsalis und ventralis sich am Aufbau einer Hälfte des Sphinkters betheiligt. Nur an der Insertion des Dilatators selbst haben sich noch selbständige Theile der alten Konstriktoren erhalten.

In etwas anderer Weise, als es bei *Amphiuma* der Fall ist, haben sich die ***Salamandrinen-Larven*** vom *Proteus*-Zustand entfernt (vgl. G. 6) (Figg. 3 und 4 Taf. VIII, Fig. 23 Taf. XI). Das Arytänoid ist hier zu einem verhältnismäßig dünnen Stab geworden (*Ar*). Theile der primitiven Mm. laryngei haben dabei ihre ursprüngliche Lagerung beibehalten. Sie haben folglich jede Verbindung mit dem Kehlkopfskelet aufgegeben, während sie an dem Ort des früheren Arytänoidrandes mit dem medialen Ende des Dorso-pharyngeus in Verbindung traten. Wir bezeichnen diese Theile der alten Schließmuskeln auch weiterhin als Mm. laryngei.

So finden wir z. B. bei *Triton alpestris* und ähnlich bei *Pleurodeles Waltlii* jederseits einen solchen M. laryngeus dorsalis und ventralis (Figg. 4 und 23) (vgl. G. 6, Fig. VII pag. 48). Sie entspringen seitlich am Übergang der Dilatatorportion des Dorso-pharyngeus in seine Endsehne und mit ihren caudalen Fasern an einer kurzen Inskription zwischen ihnen und dem hintersten Theil des Dorso-pharyngeus (s. o. pag. 305).

Die Fasern der M. laryngei nehmen den gleichen gestreckten Verlauf, den sie bei *Proteus* und *Necturus* zeigten. Der Laryngeus dorsalis vereinigt sich mit dem anderseitigen in einer Raphe dorsal, der ventralis ventral vom Kehlkopf. Dabei steht der letztere in innigem Zusammenhang mit dem Hyo-pharyngeus (Fig. 3 *M.h-ph*).

Bei *Salamandra maculosa* fehlt der dorsale Laryngeus (Fig. 4), der ventrale ist als ein breiter Muskel in typischer Weise ausgebildet. Auch bei *Siredon* besteht nur ein Laryngeus ventralis. Jedenfalls handelt es sich hier um eine Rückbildung des Laryngeus dorsalis.

Die Laryngei der *Salamandrinen*-Larve haben, wie man sieht, so gut wie gar keinen Einfluss auf das Kehlkopflumen. Höchstens könnten sie bei Fixirung ihrer seitlichen Befestigung durch den Dorso-pharyngeus eine geringe Kompression des Larynx in dorso-ventraler Richtung bewirken, aber auch dies würde beim Fehlen

eines Laryngeus dorsalis fortfallen. Die Mm. laryngei sind vielmehr mit dem Dorso-pharyngeus zu gemeinsamer Leistung vereinigt. Sie unterstützen dessen Wirkung auf den Pharynx.

Den Verschluss des Kehlkopflumens bewerkstelligt ein ringförmig angeordneter, paarig gebauter Sphinkter (Figg. 4 und 23 *Sph*). Seine Fasern gehen von der Raphe des Laryngeus ventralis aus, im Anschluss an die Fasern des letzteren, ziehen dicht um die Außenseite des Arytänoids herum und treffen in der Raphe des Laryngeus dorsalis mit denen der anderen Seite zusammen (vgl. G. 6, Fig. VII pag. 48, Fig. VIII pag. 50 *Sph*).

Dass auch der Sphincter laryngis ein Abkömmling der Mm. laryngei ist, darüber kann kein Zweifel bestehen, denn er liegt ganz innerhalb des Bereichs dieser Muskel. Er kann nur so entstanden sein, dass die Laryngei bei der Verschmälerung des Arytänoids Fasern um das letztere herum auf die entgegengesetzte Seite des Kehlkopfes schickten. Dazu war aber wieder die Vorbedingung, dass der Dorso-pharyngeus, der ja ursprünglich durch seine breite Insertion beide Paare des Laryngei von einander trennte (Figg. 2 und 20), theilweise seine direkte Verbindung mit dem Vorderstück der Cartilago lateralis aufgab (Fig. 4).

Vielleicht wird man von vorn herein zu der Annahme geneigt sein, dass am Aufbau des Sphinkters sich Laryngeus ventralis und dorsalis gleichmäßig betheiligen. Bei *Siredon* lässt sich jedoch zeigen, dass die Sphinkterbildung allein vom Laryngeus ventralis aus stattfinden kann (G. 6).

Bei einer etwa 13,5 mm langen *Siredon*-Larve finden wir den Laryngeus ventralis bereits gut entwickelt. Ein Sphinkter fehlt dabei noch. Der Dorsalseite des Laryngeus ventralis liegt aber eine Gruppe junger Muskelelemente (G. 6, Taf. II Fig. 9) unmittelbar auf. Bei einer etwas älteren Larve haben sich nun diese Elemente zu einem kleinen Bündel von Muskelfasern umgestaltet, das sich caudal von der Endsehne des Dilatators erhebt und dabei medianwärts gegen die Dorsalseite des Larynx gerichtet ist, ohne jedoch die Medianebene zu erreichen. Es stellt, wie man jetzt erkennt, die Anlage des Sphinkters vor. Daran schließt sich unmittelbar der fertige Zustand an, bei welchem beide Sphinkterhälften dorsal mit einander in Verbindung getreten sind. Diese Entwicklungsweise ist bei *Siredon* leicht zu erkennen wegen des Fehlens eines Laryngeus dorsalis.

Auch bei *Triton* glaubte ich früher den Sphinkter allein vom

Laryngeus ventralis ableiten zu müssen. Ich kann aber jetzt die Betheiligung des Laryngeus dorsalis nicht mehr ausschließen und glaube daher, dass der Sphinkter hier eben so wie bei *Amphiuma* vom Laryngeus dorsalis und ventralis gemeinsam gebildet wird.

Die Antheilnahme beider Paare von Mm. laryngei an der Sphinkterbildung wird dann für die *Salamandrinen* als das Ursprünglichere, die Ausschaltung des Laryngeus dorsalis als das Abgeleitete zu beurtheilen sein. Die hierin bestehende Abänderung in der Ontogenese des Sphinkters findet ihre Erklärung in der bei einzelnen Arten eingetretenen Rückbildung des Laryngeus dorsalis.

Indem ich mir also jetzt den Sphinkter im Allgemeinen aus Bestandtheilen beider Paare von Laryngei aufgebaut denke, schließe ich mich der Ansicht an, die Wilder in seiner letzten Arbeit (14 c) ausgesprochen hat.

Berücksichtigt man die oben über die Leistung der Mm. laryngei bei *Proteus* und *Necturus* gemachten Bemerkungen, so kann es nicht schwer sein, die Veränderung dieser Muskeln bei den *Salamandrinen-Larven* richtig zu verstehen. Wir sahen, dass ursprünglich die Mm. laryngei einerseits das Lumen des Kehlkopfes verengen, andererseits aber auch die Wirkung des Dorso-pharyngeus unmittelbar zu unterstützen im Stande sind. Nach diesen beiden Richtungen ist nun bei den Larven der *Salamandrinen* eine Sonderung eingetreten. Theile der Muskeln haben ihren Einfluss auf das Kehlkopflumen aufgegeben, sich mit dem Dorso-pharyngeus vereinigt und unterstützen ihn in seiner Wirkung auf den Pharynx. Wir bezeichneten sie auch weiterhin als Mm. laryngei. Andere Theile haben dagegen ihre funktionelle Beziehung zum Dorso-pharyngeus eingebüßt und sind ganz ausschließlich in den Dienst des Kehlkopfes getreten. Sie stellen den Sphincter laryngis vor.

Bei der ***Metamorphose des Salamandrinen*** tritt nun eine beträchtliche Umgestaltung der Schließmuskeln ein. Bei *Triton* und bei *Salamandra* verändert sich, wie wir sahen, beim Übergang zum Landleben auch das Verhalten des Dorso-pharyngeus, indem nur der vordere, als Dilatator laryngis wirkende Theil erhalten bleibt, außerdem aber die ursprünglich lange Endsehne des Muskels sich stark verkürzt (Fig. 5 Taf. VIII *Dil*). Die Mm. laryngei der Larve erhalten sich nun, so weit sie von der Endsehne des Dilatators ihren Ursprung nahmen, auch beim fertigen Thier. In Zusammenhang aber mit der Verkürzung der Endsehne geben sie ihren früheren gestreckten Verlauf auf und schließen sich der Richtung der Sphinkter-

fasern an. Damit verlieren sie ihre specifische Wirkung und dienen nur noch als Verstärkung des Sphinkters.

Bei *Triton alpestris* bildet dann der Laryngeus ventralis noch einen erheblichen Zuwachs des Sphinkters, indem er sich dem oralen Rand desselben anschließt. Der Laryngeus dorsalis besteht nur aus einem ganz kleinen Muskelbündel (G. 6, Fig. VI pag. 45) Bei *Salamandra maculosa* hat auch der Laryngeus ventralis eine erhebliche Rückbildung erfahren. Von dem während der Larvenzeit so mächtigen Muskel finden wir jetzt nur noch eine geringe Anzahl von Fasern, die an der Endsehne des Dilatators entspringen und sich mit dem Sphinkter vereinigen.

Auch bei der Larve von ***Ichthyophis*** besteht die Schließmuskulatur der Hauptmasse nach aus einem Sphinkter, wie wir ihn bei *Amphiuma* und den fertigen *Salamandrinen* finden (G. 6, Fig. IX pag. 52). Wie bei letzteren umzieht er caudal von der Endsehne des Dilatators den Kehlkopf. Aber auch hier bestehen noch Reste der Laryngei in ursprünglicherem Verhalten. Der Sphinkter wird vorn verstärkt durch ein sich ihm anschließendes, dem Laryngeus ventralis zugehöriges Bündel, das vom Arytänoid an der Ansatzstelle des Dilatators entspringt.

Wir werden die Sphinkterbildung auch hier eben so zu beurtheilen haben, wie bisher, d. h. als eine sekundäre Bildung, an der ein Laryngeus ventralis und dorsalis sich betheiligten.

Viel verwickelter ist die Schließmuskulatur des ***Anuren***-Kehlkopfes. Sie besteht aus mehreren ganz gesonderten Muskeln (Fig. 7 Taf. VIII). Ich brauche hier nicht genauer auf diese Verhältnisse einzugehen, und verweise auf Ecker (2), meine frühere Abhandlung (6) und die mit vielen Abbildungen versehene Wilder'sche Darstellung (14 c).

Für uns ist von Bedeutung, dass die beiden von mir als Sphincter anterior (*Sph.a*) und Sphincter posterior (*Sph.p*) bezeichneten Kehlkopfverengerer aus einem einfachen paarigen Sphinkter der Larve hervorgehen, der ganz übereinstimmt mit den Sphinkterbildungen, die uns bisher bekannt geworden sind (Fig. 6 Taf. VIII *Sph*). Bei keiner der von mir untersuchten Larven (*Rana*, *Bombinator*, *Xenopus*) ließ sich die Abgrenzung eines Laryngeus feststellen.

Wenn wir uns daran erinnern, dass schon bei den *Urodelen* das primitive Verhalten der Schließmuskeln allmählich aufgegeben wird, so dass z. B. bei *Salamandra maculosa* im fertigen Zustand nur ganz geringe Spuren auf einen früheren Zustand hinweisen, so wird man

auch dem Sphinkter der *Anuren* dieselbe Entstehung zusprechen müssen, wie dem der *Urodelen*, d. h. man wird ihn sich entstanden denken durch eine seitliche Verschmelzung der hier ursprünglich von einander getrennten Mm. laryngei.

Dass in der That auf eine derartige Weise Vereinigungen von Muskeln zu Stande kommen können, ist am Kehlkopf selbst leicht zu zeigen. Den Mm. interarytaenoidei des Menschen entsprechen bei niedriger stehenden Formen zwei median durch das Procricoid von einander getrennte Mm. ary-procricoidei, die Homologa der Mm. laryngei dorsales. Nach dem Schwund des Procricoids verwischt sich die mediane Trennung dieser Muskeln, beide verschmelzen zu einer einfachen zwischen beiden Arytänoiden sich ausspannenden Muskelmasse.

In meiner früheren Arbeit habe ich, beeinflusst durch die Anschauung über den Sphinkter, welche die Ontogenese desselben bei *Siredon* ergab, auch für die *Anuren* den Sphinkter nur vom Laryngeus ventralis abgeleitet. Die Entwicklung des Muskels ergiebt aber thatsächlich hierfür keinen Anhaltspunkt. Die erste Anlage des Sphinkters, wie er bei einer 11 mm langen Larve von *Rana temporaria* vorliegt, besteht jederseits aus einem kleinen Muskelbündel, das dicht hinter dem Dilatator seitlich den Kehlkopf umfasst. Beide Hälften sind noch ventral und dorsal ganz von einander getrennt. Der größte Theil einer jeden liegt ventral vom Dilatator. Beide greifen aber mit ihren dorsalen Enden deutlich dorsal über den Dilatator hinaus, gehören also den Gebieten, in denen man den Laryngeus ventralis und dorsalis zu suchen hätte, an. Es besteht also kein Grund, einem von jenen die Betheiligung am Aufbau des Sphinkters abzusprechen.

Den meisten *Anuren* kommt noch ein drittes zur Schließmuskulatur gerechnetes Muskelpaar zu. Jederseits entspringt nämlich ein Muskel von der Dorsalfläche des Processus postero-medialis (thyreoideus, Columella) des Zungenbeines (Fig. 7 *Pr.p-m*), nicht weit vom hinteren Ende desselben. Von hier ziehen beide Muskeln, mit einander konvergirend nach vorn und vereinigten sich in einer Zwischensehne in dem Winkel zwischen den genannten Anhängen des Zungenbeines (*M.h-l*). Die Zwischensehne ist durch straffes Gewebe in dem bezeichneten Winkel befestigt. Ich nannte den von Henle als »Verengerer des Aditus laryngis« gekennzeichneten Muskel Hyo-laryngeus, Wilder, Constrictor laryngis. Der Muskel fehlt bei *Bombinator*.

Die Anlage dieses Hyo-laryngeus ist schon bei ganz jungen

(11 mm langen) Larven von *Rana temporaria* erkennbar. Die Sphinkteranlage schließt sich ihm dicht an. Er entbehrt bis zur Metamorphose einer Skeletbefestigung, entspringt von dem Bindegewebe an der Ventralseite der Kiemenhöhle zwischen Kehlkopf und viertem Kiemenbogen, also ähnlich wie der Dilatator, und inserirt in einer beide Muskeln aufnehmenden Zwischensehne. Die Anheftung am Processus postero-medialis des Zungenbeines ist naturgemäß eine sekundäre, da der Fortsatz selbst erst eine Bildung der Metamorphose ist (Gaupp 4a).

Das Verhalten des Hyo-laryngeus der Larve erinnert an das des Hyo-pharyngeus der *Urodelen*. Die Verlaufsrichtung, die Lage ist die gleiche wie bei jenem. Nur fehlt dem Hyo-laryngeus die Befestigung am vierten Kiemenbogen. Ich habe daher den Hyo-laryngeus als einen Muskel beurtheilt, der sich von einem früheren Hyo-pharyngeus gesondert hat.

Wir stellen jetzt noch einmal den Inhalt dieses Theiles unserer Arbeit kurz zusammen. Wir konnten die verschiedenen Theile der Schließmuskulatur zwanglos zurückführen auf zwei Paare von Muskeln, die nach ihrer Lage zum Kehlkopf als Mm. laryngei dorsales und ventrales bezeichnet wurden (*Necturus* [Fig. 18], *Proteus* [Fig. 20]). Diese Muskeln bekunden dadurch ihren ursprünglichen Charakter, dass sie noch leicht erkennbare Übereinstimmungen mit Pharynxmuskeln zeigen. Ihre Fasern streichen nämlich in der Verlaufsrichtung des Dorso- und Hyo-pharyngeus; ihre Leistung beschränkt sich jedenfalls nicht auf den Kehlkopf allein. Sie betheiligen sich vielmehr auch bei der Verengerung des Pharynx, indem sie synergistisch den hierbei neben dem Hyo-pharyngeus in Thätigkeit tretenden Dorso-pharyngeus unterstützen.

Eben so wie beim primitiven Dilatator (s. pag. 308) lernen wir also auch bei den Konstriktoren ein Verhalten kennen, in welchem die Muskeln die Eigenschaft von Pharynx- und Kehlkopfmuskeln noch vereinigt zeigen.

Diese Doppelnatur der Konstriktoren wird weiterhin aufgegeben zu Gunsten einer ausschließlichen Wirkung auf den Kehlkopf. Auch hierin finden wir eine Parallele zum Entwicklungsgang des Dilatators. Dabei werden verschiedene Wege eingeschlagen. Entweder erhalten sich die Mm. laryngei, geben nur ihre flache Lage auf und ordnen sich mehr in der Form eines Ringes an (*Siren* Fig. 10) oder die seit-

liche Trennung zwischen dorsalem und ventralem Paar schwindet und aus beider Verschmelzung geht der paarig gebaute Sphinkter hervor (*Amphiuma* Fig. 15, Anuren Fig. 6) oder endlich es tritt eine Differenzirung innerhalb der primitiven Mm. laryngei nach den beiden Seiten ihrer Wirkung hin ein (*Salamandrinen-Larven* Fig. 3, 4, 23). Das eine Produkt dieser Sonderung jedes M. laryngeus tritt ganz in den Dienst des Pharynx (*M.lar.ventr.* u. *dors*), das andere schließt sich ganz dem Kehlkopf an und geht ein in die Bildung eines Sphincter laryngis (*Sph*).

Unter allen Umständen sehen wir also, dass der Sphinkter, d. h. ein aus zwei symmetrischen Hälften bestehender Ringmuskel, stets eine sekundäre Bildung darstellt. An seinem Aufbau betheiligen sich unter seitlicher Verschmelzung der primitive Laryngeus dorsalis und ventralis.

Die Umgestaltung des Konstriktorensystems geht übrigens Hand in Hand mit der fortschreitenden Entwicklung des Dilatators. Die Entstehung eines Sphinkters ist erst möglich, wenn der, dorsale und ventrale Laryngei ursprünglich trennende Dorso-pharyngeus seine Insertion erheblich verändert hat.

Es wird sich jetzt fragen, ob man in der Lage ist auch die primitiven Konstriktoren, die Mm. laryngei, auf bestimmte Kiemenmuskeln zurückzuführen, wie es für den Dilatator gelungen ist.

Einen Versuch hierzu habe ich in meiner Arbeit über die Kehlkopfmuskeln der Amphibien gemacht (6). Ich beobachtete, dass bei *Siredon* die Anlage des M. laryngeus ventralis an der Dorsalseite des Hyo-pharyngeus und in innigstem Anschluss an diesen Muskel auftritt. Ich zog daraus den Schluss, dass der Laryngeus ventralis ein Abkömmling des Hyo-pharyngeus wäre. Dabei stellte ich mir vor (pag. 62), dass der Muskel sich zunächst als ein Bestandtheil der Kiemenmuskulatur entwickelt hat, indem ein Theil des am vierten Kiemenbogen entspringenden Hyo-pharyngeus am fünften Branchiale Befestigung nahm. Die Nachbarschaft des Luftweges ließ den Muskel in Beziehung zu letzterem treten. Dadurch ergab sich der Anstoß zu einer Umbildung des Kiemen- bez. Pharynxmuskels in einen Kehlkopfmuskel. Für die Phylogenese des Laryngeus dorsalis ergab die Ontogenese keinen Anhaltspunkt. Die Übereinstimmung seines Verlaufes mit dem des Dorso-pharyngeus, der innige Zusammenhang beider Muskeln bei *Necturus*, erweckte die Vorstellung, dass der Laryngeus dorsalis vom Dorso-pharyngeus aus entstanden sei.

In anderer Weise leitet Wilder in seiner letzten Untersuchung (14c) die Mm. laryngei ab. Wilder geht von der Vorstellung aus, dass ursprünglich dem siebenten Visceral- (fünften Kiemen-)Bogen, der späteren Cartilago lateralis, ein Muskel zukam, der dem Hyopharyngeus des vorhergehenden Bogens entsprach, der also vom Bogen ausging und sich unter flachem Verlauf mit dem anderseitigen median vereinigte. Wilder nannte einen solchen Muskel den Pharyngo-branchialis des siebenten Bogens (vgl. sein Schema Fig. A pag. 296). Auf ihn führt er den Laryngeus dorsalis und ventralis zurück.

Prüft man die Annahme eines Pharyngo-branchialis VII auf ihre Richtigkeit, so wird man zu untersuchen haben, ob bei niedriger stehenden Formen Muskeln vorkommen, die ihm verglichen werden können.

Vetter (12) beschreibt bei *Acipenser sturio* einen »Interarcualis ventralis« des fünften Kiemenbogens. Er stellt einen breiten ziemlich dünnen, horizontal verlaufenden Muskel vor, der mit dem der anderen Seite median zusammentrifft. Beide Muskeln spannen sich also zwischen den beiden fünften Bogen diaphragmaartig aus (12, Taf. XIII Fig. 6). Ein homologer Muskel ist auch durch Allis bei *Amia calva* als Transversus ventralis posterior beschrieben und abgebildet worden (1, Taf. XXXIII Fig. 47). Der Interarcualis ventralis V (Transversus ventralis posterior) ist nach Vetter von den Interbranchiales arcuum der *Selachier* abzuleiten.

Vergleichen wir den Interarcualis ventralis V mit dem Laryngeus ventralis in seinem primitiven Verhalten, so finden wir in der That eine sehr erhebliche Übereinstimmung beider. Ursprung und Insertionsweise sind die gleichen, eben so die Lage dicht unter der Pharynxwand und die Verlaufsrichtung der Fasern. Endlich gehören beide zum hinteren Bereich des Vagusgebietes.

Diese Erfahrung macht es nun wohl höchst wahrscheinlich, dass auch den Vorfahren der *Amphibien* ein solcher Interarcualis des siebenten Visceral- (fünften Kiemen-)Bogens zukam und dass dieser Muskel sich bei den heutigen Formen im M. laryngeus erhalten hat. Dass nicht nur der Laryngeus ventralis sondern auch der L. dorsalis aus ihm hervorging, ist nicht von der Hand zu weisen. Es ist wohl denkbar, dass Theile des Muskels, der anfänglich ventral vom Luftweg lag, sich auch dorsal von ihm zusammenschlossen.

Meine eigene frühere Deutung der Phylogenese der Mm. laryngei scheint mir also in ihren Einzelheiten nicht mehr haltbar zu sein,

wenn sie auch im Princip das Richtige getroffen hat. Ich leitete die Laryngei von Kiemenmuskeln ab, die ich mir vom Hyo-pharyngeus und Dorso-pharyngeus entstanden dachte. Thatsächlich handelt es sich um Muskeln, die wohl dem am sechsten Bogen entspringenden Hyo-pharyngeus gleichwerthig und ihm gleichalterig sind. Sie gehören in dieselbe Muskelgeneration wie Hyo- und Dorso-pharyngeus.

Die innige Verbindung zwischen Hyo-pharyngeus und Laryngeus ventralis erscheint mir also jetzt als von sekundärer Bedeutung.

Bevor wir nunmehr die Besprechung der Kehlkopfmuskeln abschließen, wollen wir uns noch kurz ihre Betheiligung an den einzelnen Vorgängen bei der Athmung vergegenwärtigen.

Beobachtet man ein Amphibium, so nimmt man leicht in ziemlich rascher Folge ablaufende Bewegungen der Kehle wahr, die sogenannten Kehlschwankungen. Dieses Heben und Senken des Mundhöhlenbodens hat mit der Füllung und Entleerung der Lunge nichts zu thun, sondern bedingt nur innerhalb der Mundhöhle eine stete Erneuerung der Luft, die durch die Nasenöffnungen ein- und ausströmt. Bekanntlich steht ja die Mundhöhle der Amphibien im Dienst der Respiration, spielt sogar hierbei die Hauptrolle bei denjenigen Arten, die der Lungen entbehren (Spelerpes fuscus, Salamandrina perspicillata u. A.). F. Maurer (10) hat uns erst neuerdings die anatomische Grundlage dieser Bedeutung der Mundhöhle kennen gelehrt. Er zeigte, dass das mehrschichtige Epithel derselben in ausgiebiger Weise von Blutgefäßen durchzogen wird, die hierbei bis dicht an die Oberfläche vordringen.

Bei der Lungenathmung selbst folgen mehrere Vorgänge auf einander (vgl. E. Gaupp 4b). Zunächst wird durch eine starke Senkung des Mundhöhlenbodens Luft in die Mundhöhle gesaugt (Aspiration). Dann öffnet sich der Kehlkopfeingang und die in der Lunge enthaltene, bereits verbrauchte Luft wird in die Mundhöhle entleert, mischt sich also mit der hier befindlichen erneuerten Luftmenge (Exspiration). Drittens wird diese Luft durch den offenen Kehlkopfeingang in die Lunge gepresst. Dabei wird unter Verschluss der Nasenöffnung die Mundhöhle stark verkleinert und der geöffnete Kehlkopf energisch nach vorn gestoßen (Inspiration, Druckpumpenmechanismus der Inspiration). Darauf schließt sich der Kehlkopf, es tritt eine mehr oder weniger lange Pause ein, in welcher die die Mundhöhle ventilirenden Kehlschwankungen ihren Fortgang nehmen.

Der Dilatator laryngis tritt also, wie man erkennt, in Thätigkeit während der Ex- und Inspiration, die Konstriktoren während der oft langen Pause und der auf sie folgenden Aspiration. Die Wirkung der Verengerer ist demnach eine sehr wichtige. Sie hindern das Ausströmen der in die Lungen getriebenen Luftmenge. Dadurch ist die Leistung der Schließmuskeln für den Respirationsvorgang hier eine ungleich größere als z. B. bei den Säugern, bei denen die Exspiration sich der Inspiration ohne Pause anschließt und der Füllungszustand der Lunge von den Inspirationsmuskeln beherrscht wird.

Zu der Bedeutung der Kehlkopfmuskeln für den eigentlichen Respirationsvorgang kommt aber bereits bei den Amphibien eine weitere Verwendung hinzu. Bei den mit Stimme begabten *Anuren* treten die Kehlkopfmuskeln in den Dienst der Stimmbildung. Die Anordnung der Sphinkteren z. B. zeigt klar, dass ihre Kontraktion einen Einfluss auf die Spannung der Stimmbänder haben muss. Dass auch der Dilatator laryngis, der die Stellung der Arytänoide beherrscht, sich an der Stimmbildung betheiligt, ist wohl mehr als wahrscheinlich. Aus dieser höheren Verwerthung der Kehlkopfmuskeln erklärt sich erst die hohe Ausbildung, die sie bei den meisten *Anuren* erlangt haben.

Zugleich mit den Muskeln werden aber auch die übrigen Theile des Kehlkopfes umgestaltet, der Larynx, der ursprünglich (*Urodelen*) nur einen Verschlussapparat des Luftweges bildet, erlangt bei den *Anuren* die Bedeutung eines Stimmorgans. Bereits bei den Amphibien macht sich also der Faktor geltend, der, vor Allem bei den Säugern in so umfassender Weise in den Bau des Kehlkopfes eingreift.

Zum Schluss können wir noch das Hauptergebnis der verschiedenen Untersuchungen über den Kehlkopf der Amphibien dahin zusammenfassen, dass das gesammte primäre Laryngo-Trachealskelet, d. h. das Arytänoid, das Cricoid und die Tracheal- bez. Bronchialringe vom siebenten Visceral- (fünften Kiemen-) Bogen abstammen und dass die Kehlkopfmuskeln der Muskulatur desselben Bogens ihren Ursprung verdanken.

Heidelberg, 4. Juni 1898.

Litteraturverzeichnis.

1) Edw. Phelps Allis, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. XII. Boston 1897.

2) A. Ecker, Die Anatomie des Frosches. Ein Handbuch für Physiologen, Ärzte und Studirende. III. Abtheil. Bearbeitet von Wiedersheim. Braunschweig 1882.

3) J. G. Fischer, Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

4) E. Gaupp, a) Beiträge zur Morphologie des Schädels. II. Das Hyo-branchialskelet der Anuren und seine Umwandlung. Morphologische Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe. Bd. III.

b) Zur Lehre vom Athmungsmechanismus beim Frosch. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1896.

5) C. Gegenbaur, a) Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892.

b) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.

6) E. Göppert, Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXII. Leipzig 1894.

7) G. Grönberg und A. von Klinckowström, Zur Anatomie von Pipa americana. 2. Verdauungs-, Respirations- und Urogenitalorgane sammt Nervensystem. Von G. Grönberg. Zoolog. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. VII. Jena 1894.

8) J. Henle, Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig 1839.

9) M. Märtens, Die Entwicklung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. Anatom. Hefte. Herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Bd. IX. Wiesbaden 1897.

10) F. Maurer, Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrbuch. Bd. XXV. Leipzig 1897.

11) P. und F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. II. 4. Heft. Wiesbaden 1890.

12) B. Vetter, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II. Theil. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XII. Jena 1898.

13) R. Wiedersheim, a) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1886.

b) Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1898.

14) H. H. Wilder, a) A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. IV. Jena 1889.

b) Studies in the Phylogenesis of the Larynx. Preliminary communication. Anat. Anzeiger. Bd. VII. 18. Heft. Jena 1892.

c) The Amphibian larynx. Zool. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. IX. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII—XI.

Für alle Figuren, auch die Textfiguren, geltende Bezeichnungen.

Ar Arytänoid,
Br Branchiale,
Dil Dilatator laryngis,
Hy Hyoidbogen,
I Inscription zwischen dem Dorso-pharyngeus und den Mm. laryngei,
L Larynx,
M.d-ph Musculus dorso-pharyngeus,
M.d-tr Musculus dorso-trachealis,
M.h-ph Musculus hyo-pharyngeus,
M.lar.dors Musculus laryngeus dorsalis,
M.lar.ventr Musculus laryngeus ventralis,
M.lev.I—IV Musculus levator arcus branchialis I—IV,
P.ar Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis,
P.cr.tr Pars crico-trachealis der Cartilago lateralis,
Per Perikardialhöhle,
Ph Pharynx,
Sph Sphincter laryngis,
Tr Trachea.

In Fig. 1—7 sind die knorpeligen Theile blau gehalten.

Fig. 1. Amphiuma tridactylum. Seitenansicht der Muskeln der Kiemenbogen nach Entfernung des Digastricus (Depressor maxillae inf.). 3/2. Von Skelettheilen sind sichtbar die vier Kiemenbogen (zwischen dem dritten und vierten die Kiemenspalte) und ein Theil des Hyoidbogens. *Cu* Cucullaris, *Dig* Digastricus (Depressor maxillae inferiores), *Cer.-hyoid.ext* Cerato-hyoideus externus, *Constr* Constrictores arcuum branchialium, *Lev.max.inf.asc* Levator maxillae inferioris ascendens, *Myl.-hyoid.post* Mylo-hyoideus posterior, *St-hyoid* Sterno-hyoideus.

Fig. 2. Proteus anguineus. Kehlkopf von der Dorsalseite her dargestellt. 20/1. Präparirt, eben so wie die Vorlagen für Figg. 3—6 unter Benutzung des von Braus und Drüner angegebenen Präparirmikroskops von Zeiss in Jena. Das Instrument gestattet auch die Anwendung eines Zeichenapparats. Der M. hyo-pharyngeus (*M.h-ph*) ist durch Bündel, welche sich vom Sterno-hyoideus abzweigen (*M.st-h*), in einzelne Portionen zerlegt.

Fig. 3. Triton alpestris, Larve. Kehlkopf und Umgebung von der Dorsalseite präparirt. 25/1. Die Endsehne des M. dorso-pharyngeus und der Sphincter laryngis sind hier verdeckt durch den Laryngeus dorsalis (*M.lar.dors*) (vgl. Fig. 23 *Sph*). Die Pars crico-trachealis der Cartilago lateralis ist nicht dargestellt.

Fig. 4. Salamandra maculosa, Larve. Dorsalansicht des Kehlkopfes. 25/1. Vom Laryngo-Trachealskelet ist nur das Arytänoid dargestellt. *a* Endsehne des vorderen Theiles des Dorso-pharyngeus. *b* Befestigung des caudalen Abschnittes des Dorso-pharyngeus am Arytänoid und der seitlichen Trachealwand durch sehnige Züge (eingetragen nach einer Querschnittsserie).

Fig. 5. Salamandra maculosa. Ausgewachsenes Exemplar. Kehlkopf von der Dorsalseite freigelegt. 25/1. Der hier mit *M.h-ph* bezeichnete Muskel ist der alte Hyo-pharyngeus, der aber bei dem Schwund des vierten Kiemenbogens während der Metamorphose mit dem Levator IV zum Digastricus pharyngis zusammengetreten ist (G. 6).

Fig. 6. Bombinator bombinus, Larve. Dorsalansicht des Kehlkopfes. 26/1. Der Dilatator laryngis (*Dil*) ist in ganzer Länge sichtbar.

K Kiemendeckplatte. Der mediane Theil der Kiemendeckplatte, der den Kehlkopf zum Theil verdeckte, ist abgetragen. Zwischen den mit *a* bezeichneten Linien ist die Schleimhaut des Pharynx entfernt. In Verbindung mit dem dritten und vierten Kiemenbogen (*Br.III, IV*) ist versucht worden, den Filterapparat darzustellen.

Fig. 7. Rana temporaria (Männchen). Ausgewachsenes Exemplar. Kehlkopf und Zungenbein mit ihren Muskeln. *d* am Cricoid entspringende Partien des Dilatators, *Hy* Hyoid, *P.cr* Pars cricoidea des Laryngo-Trachealskelettes, *M.h-l* Musculus hyo-laryngeus, *P-h* Musculi petro-hyoidei, *Pr.p-m* Processus postero-medialis, der verknöcherte Theil ist bräunlich gehalten, *Sph.a* und *p* Sphincter anterior und posterior.

Fig. 8—13. Siren lacertina. Junges Exemplar. Querschnitte durch verschiedene Gegenden des Kehlkopfes (Fig. 8—11) und der Trachea (12 und 13). 35/1. *B* (Fig. 11) Brücke zwischen den beiden Cartilagines laterales im Grenzgebiet zwischen Kehlkopf und Trachea. *b* (Fig. 10) vorderster Theil des Dorso-trachealis, der an der Ventralseite des Kehlkopfes ausstrahlt.

Fig. 14—17. Amphiuma tridactylum. Altes Exemplar. Querschnitte durch den Kehlkopf (14—16) und den Anfangstheil der Trachea (17), Fig. 14 33/1, Fig. 15—17 24/1. Fig. 14. Vorderster Theil der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis mit Sonderung eines dorsalen faserknorpeligen und ventralen hyalinknorpeligen Theiles. Fig. 15. Querschnitt durch die Mitte des Kehlkopfes, caudal von der Insertion des Dilatators (*Dil*). An der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis dieselbe Sonderung wie in Fig. 14. Fig. 16. Schnitt an der Grenze von Kehlkopf und Trachea. Links ist noch ein Stück des Sphinkters getroffen. *B* ventrale Brücke zwischen den beiden Cartilagines laterales. Vermittelt den Zusammenhang der ventralen hyalinknorpeligen Theile der Arytänoidportionen der Cartilagines laterales, die dorsalen faserknorpeligen Abschnitte setzen sich in die Pars crico-trachealis (*P.cr-tr*) fort. Fig. 17. In den vorderen Theilen der Pars crico-trachealis sind bereits einzelne hyalinknorpelige Inseln aufgetreten mit bestimmter Lagerung (*h*).

Fig. 18. Necturus (Menobranchus) lateralis. Junges Exemplar von 43 mm Länge. Querschnitt durch den Kehlkopf. 130/1. *P.ar* Anlage der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis.

Fig. 19. Ichthyophis glutinosa. Ältere Larve. Querschnitt durch die mittleren Theile der Trachea an der Stelle eines Trachealringes. 80/1. In der Umgebung der Trachea die großen vom Truncus arteriosus ausgehenden Gefäßstämme. *A.pulm* Arteria pulmonalis, *Tr-R* Trachealring, *V* Vorderdarm.

Fig. 20—22. Proteus anguineus. Ausgewachsenes Exemplar. Querschnitte durch den Kehlkopf (20, 21) und die Trachea (22). 50/1. Fig. 19. Querschnitt durch den vorderen, Fig. 20 durch den mittleren Theil des Kehlkopfes.

Fig. 23. Triton alpestris. Larve. Querschnitt durch den Kehlkopf. 90/1. Der Schnitt enthält die caudalsten Fasern des M. dorso-pharyngeus (*M.d-ph*). Der ventrale Zusammenschluss der Mm. laryngei ventrales fällt vor die Schnittebene (vgl. Fig. 3).

Die Vaskularisirung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose.

Von

F. Maurer

in Heidelberg.

Mit 1 Figur im Text.

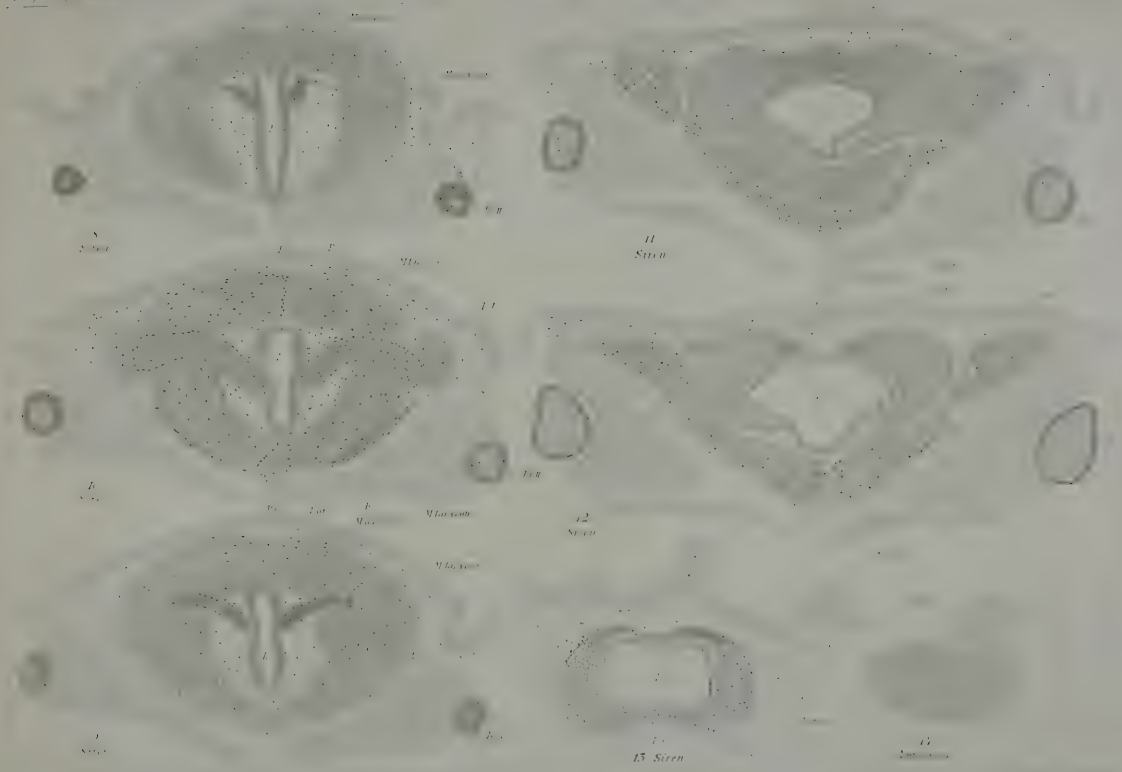
Bei Gelegenheit der Untersuchung von Hautdrüsenanlagen bei Anuren nahm ich eine große Anzahl von Schnittserien vor, welche Larven der verschiedensten Stadien, ferner Thieren zur Zeit der Metamorphose und endlich jungen ausgebildeten Fröschchen entstammten. Es handelt sich um Exemplare von Rana esculenta und temporaria, Bufo cinereus und Hyla viridis. Dabei hatte ich einen Befund, welcher sich an Verhältnisse, die ich früher hervorhob[1], anschließt.

[1] Maurer, Blutgefäße im Epithel. Morphol. Jahrb. Bd. XXV. 1897. Wie sehr man Missverständnissen ausgesetzt ist, sehe ich aus einer Mittheilung Leydig's (Vaskularisirtes Epithel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LII. 1898). Dort sagt Leydig in Bezug auf meine oben citirte Arbeit: »Der Autor glaubt hervorheben zu sollen, dass bis dahin von einem vaskularisirten Epithel nirgends etwas erwähnt sei.« Hierzu kann ich nur erklären, dass dies unrichtig ist. Ich habe Derartiges nirgends gesagt, vielmehr ausgesprochen, dass meine Beobachtungen wohl an diejenigen der Gebr. Sarasin anzuschließen seien (l. c. pag. 200). Dies zur thatsächlichen Berichtigung. Im Übrigen ist, wie mir scheint, durch die früheren und jetzigen Angaben Leydig's meine Arbeit in keiner Beziehung überflüssig gemacht.

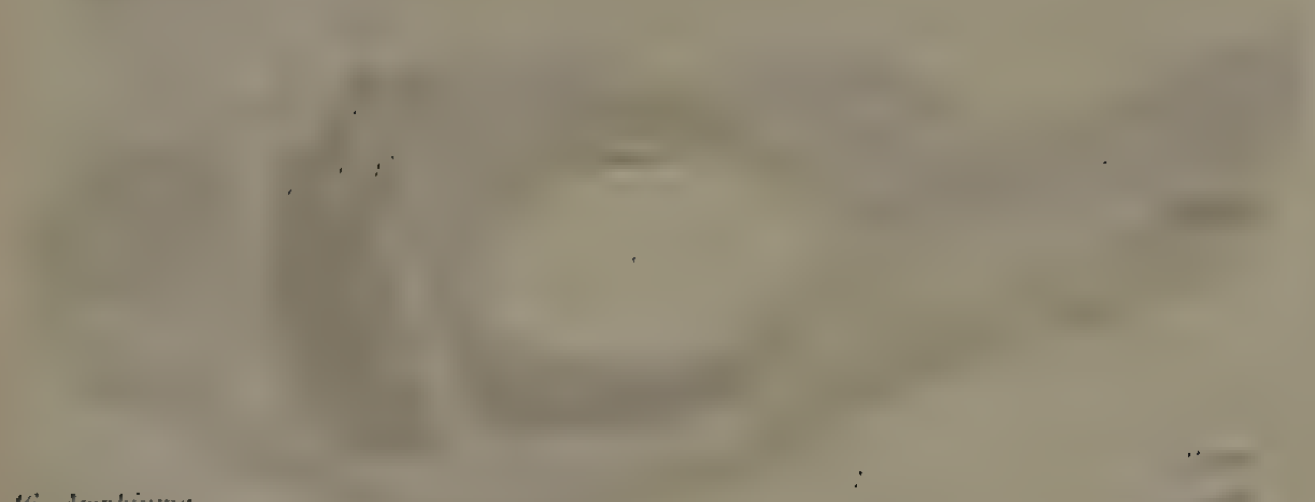
Während nun Leydig mit Hinweis auf seine früheren Beobachtungen in dem Integument von Urodelen eine Vaskularisirung des Epithels, ähnlich wie ich es von der Mundschleimhaut verschiedener Urodelen und Anuren schilderte, als bestehend anerkennt, ist von Herrn Heinrich Joseph auf Veranlassung von Herrn Sigmund Mayer in Prag dieser Befund bestritten worden. Nach Joseph soll es sich bei der Vaskularisirung des Epithels der Mundhöhlenschleimhaut bei Amphibien nur um einen subepithelialen Plexus handeln, von welchem ausgehend Divertikel zwischen die basalen Zellen des Epithels sich erstrecken.

Dem gegenüber stelle ich die Angaben Leydig's (l. c. pag. 153), der ausdrücklich sagt, dass die durch die Oberfläche der Lederhaut frei hervortretenden Blutkapillaren sich krümmen und schlängeln, aber doch nur in Schleifen-

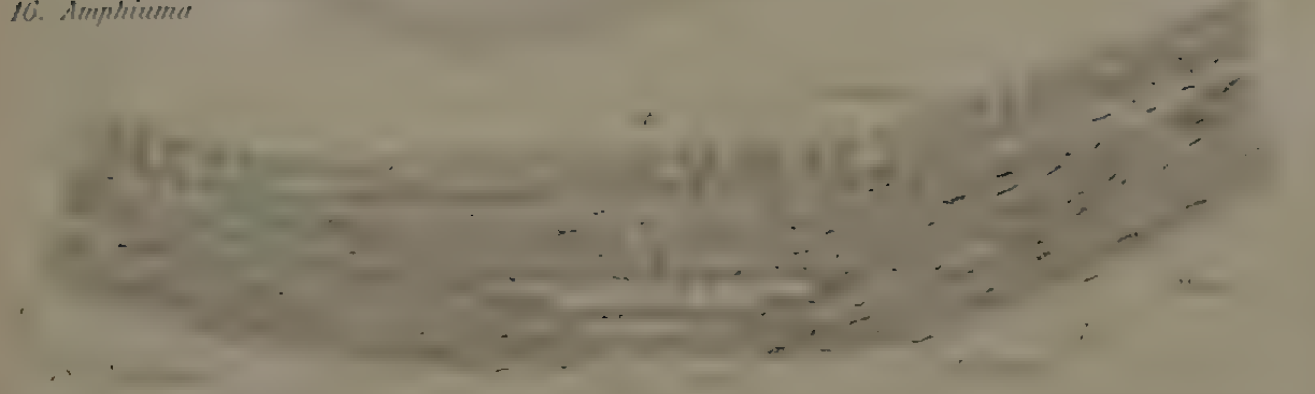
Constr.
Lev. max. inf. asc.
Mul. hyoid. post.
Cer. hyoid. ext.
1.
Amphiuma
5
Salamandra
Salamandra-Larve
3.
Triton-Larve
Bombinator-Larve
7


11
Siren
12
Siren
13 Siren

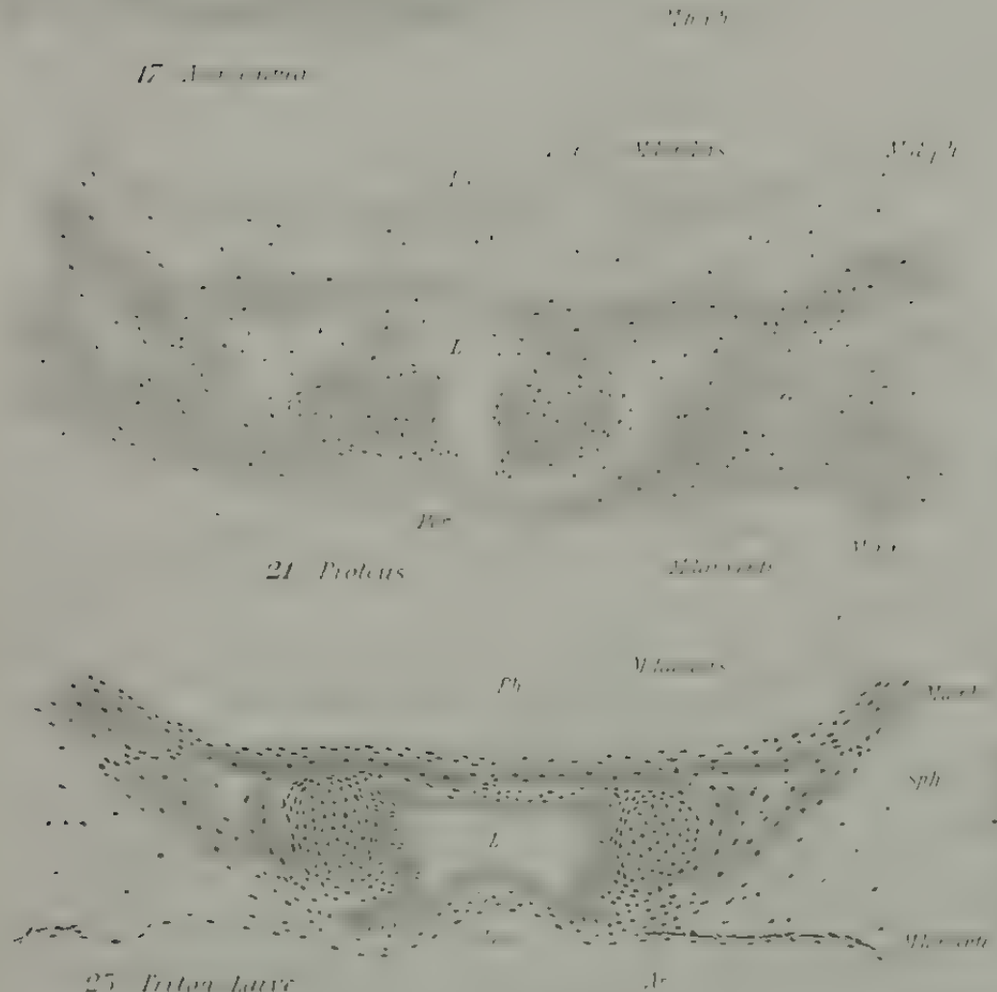
15.



16. *Amphiuma*



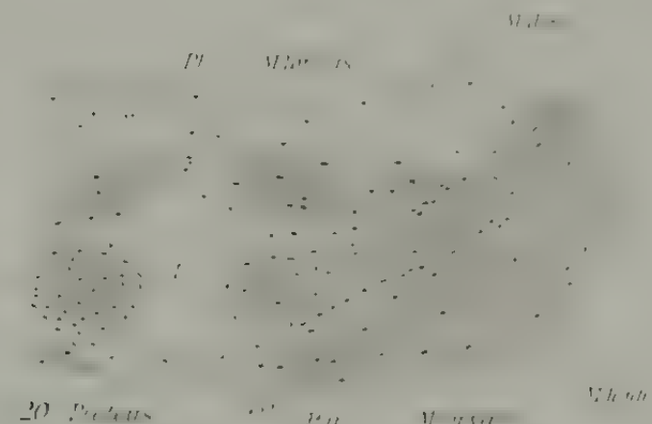
19.
Ichthyophis



17

21 Proteus

25 Triton Larve



20 Proteus

22 Proteus

Bei Exemplaren von Rana temporaria, welche gerade in der Metamorphose begriffen waren, fand ich unter der mehrschichtigen Epidermis die Lederhaut in ihren beiden Schichten unterscheidbar: eine tiefe, eigentliche straffe Lederhaut mit der bekannten lamellösen Struktur und darüber die aus lockerem, faserigem Bindegewebe bestehende subepitheliale Schicht, in welcher nach meinen früheren Schilderungen auch zahlreiche von der Epidermis abzuleitende Zellen enthalten sind. In dieser subepidermoidalen Schicht fand sich nun erstens ein enormer Reichthum an Blutkapillaren, welche einen stark geschlängelten Verlauf zeigten, und ferner sah ich auch hier mit Deutlichkeit Blutkapillaren in das Epithel eindringen, wie ich dies von der Schleimhaut der Mundhöhle geschildert und abgebildet habe und wie ich es auch in den Abbildungen von Bethge (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LXIII. 1898. Taf. XLIII) dargestellt finde (vgl. die Figur pag. 333).

Auf diesen Befund hin nahm ich Larven vor der Metamorphose vor und fand folgende Verhältnisse: Bei halbwüchsigen Larven von 2 cm Gesammtlänge besteht die Epidermis noch aus zweischichtigem Epithel, unter dessen Basis unmittelbar die straffe Lederhaut liegt. Letztere ist noch sehr schmächtig, besteht aus einer dünnen Lage von Fibrillen, welcher gegen das unterliegende embryonale Bindegewebe zu eine einfache Lage platter Zellen in epithelialer Anordnung angeschlossen ist. Bei großen Kaulquappen (von 3,5—4 cm Gesammtlänge), deren vordere Extremitäten im Kiemensack ein-

---

form zur Lederhaut zurückbiegen, ohne sich innerhalb der Epidermis netzartig zu verbinden. Es handelt sich hier somit wohl um etwas mehr als um bloße Divertikelbildungen.

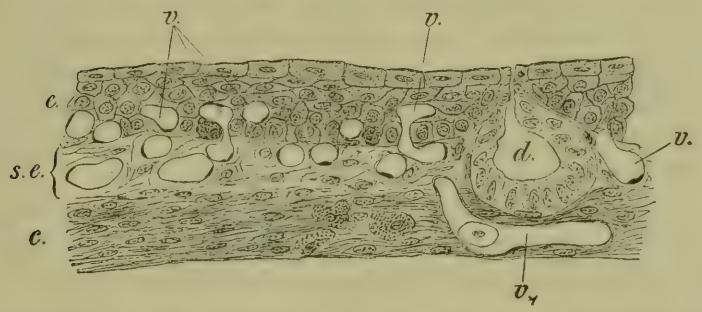
Ferner führe ich hier die Angaben Bethge's an (Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus etc. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXIII. 4. 1898), welcher sagt (pag. 694 und 695): »Ich kann Maurer's Resultate für Salamandra bestätigen und für Triton taeniatus ein gleiches Verhalten, wie Maurer für Triton alpestris, feststellen.« Die hierzu gegebenen Abbildungen von Bethge stimmen auch mit den meinigen völlig überein. Ferner hat mir Herr Dr. Brandes persönlich mitgetheilt, dass nach Injektionen häufig die Epidermis sich ablöst und in dieser abgelösten Epidermis zahlreiche injicirte Blutkapillaren enthalten seien. Auch hier handelt es sich also um mehr als bloße Divertikelbildungen von einem subepithelialen Plexus aus. Endlich stelle ich meine eigenen Abbildungen den Angaben Joseph's gegenüber. Meine Abbildungen (l. c. Taf. XI Fig. 1 und 5), welche die Richtigkeit meiner Auffassung beweisen, werden von Herrn Joseph ganz naiv für Schrägschnitte erklärt (warum meine Figg. 2 und 4 dann nicht eben so gedeutet werden, weiß ich nicht). Zu einer so einfachen Beseitigung von Thatsachen brauche ich wohl nichts zu bemerken.

geschlossen, schon stark ausgebildet sind, die freien hinteren Extremitäten noch geringere Ausbildung zeigen, findet sich das Integument weiter gebildet. Die Lederhaut bildet eine dicke Lage von reichlichen Lamellen, zwischen deren Fibrillenmassen spindelförmige Zellen in großer Zahl nachweisbar sind. Die Oberhaut ist ein mehrschichtiges Epithel geworden, deren oberflächlichste Zellen große, platte oder kubische Elemente mit Cuticularsaum darstellen. An den meisten Körperstellen ist die Lederhaut auch hier der Basis der Epidermis unmittelbar angeschlossen. In bestimmten Regionen hat aber die Bildung von Hautdrüsen schon begonnen, und zwar am Kopf anfangend, auf der Dorsalfläche in zwei seitlich von der Mittellinie gelegenen Fluren, die sich als längsverlaufender, streifenförmiger Bezirk über die Dorsalfläche des Rumpfes nach hinten erstrecken. Am Kopf finden sich auch an der Ventralfläche bereits Drüsenanlagen. Überall wo solche bestehen hat sich zwischen der Epidermis und dem straffen Corium eine aus zartem, fibrillärem Bindegewebe und indifferenten Zellen bestehende subepitheliale Schicht ausgebildet. In dieser sind die Drüsenanlagen eingelagert. Schon in diesem Stadium findet man nun, dass an den Stellen, wo das straffe Corium der Epidermis angeschlossen ist, unterhalb des Corium einzelne Quer- und Längsschnitte durch Blutgefäße zu sehen sind; dagegen fehlen solche zwischen Corium und Epidermis noch vollkommen, d. h. die Gefäße sind noch nicht durch das straffe Corium hindurchgedrungen und haben die Basalfläche der Epidermis noch nicht erreicht. An jenen Stellen aber, wo in dem Maße, wie die Hautdrüsenanlagen sich entwickelt haben, auch eine über dem straffen Corium gelegene subepitheliale Bindegewebsschicht sich ausgebildet hat, erkennt man deutlich, dass mit dem zarten Bindegewebe nun auch reichliche Blutgefäße durch die straffe Lederhaut hindurch bis zur Epidermis vorgedrungen sind. An vielen Stellen machte es mir auch den Eindruck, als seien schon Blutkapillaren zwischen die basalen Epidermiszellen eingedrungen. Da alle Kapillaren mit Blut gefüllt sind, kann man sie mit Leichtigkeit an den rothen Blutkörperchen im Lumen und ihrer einfach epithelialen Wandung nachweisen. Die hier subepithelial ausgebildeten Blutgefäße haben offenbar vor Allem die Bedeutung der Ernährung der stark wachsenden Drüsenanlagen. Daneben beginnen sich aber schon nähere Beziehungen zur Epidermis auszubilden, denen man eine andere Bedeutung zuschreiben muss. Dies sind offenbar schon die Anfänge der Bildung eines respiratorischen Gefäßapparates der Haut, der

somit schon zu erkennen ist bei Larven, welche sich noch nicht zur Metamorphose anschicken.

Ein ähnliches Bild bietet das Integument bei Larven, welche in die Metamorphose eintreten. Wenn die Vorderextremitäten aus dem Kiemensack frei werden, erkennt man, dass überall am Kopf und Rumpf zwischen der Epidermis und der straffen Lederhaut Zellen auftreten, welche die Bildung einer über den ganzen Körper verbreiteten subepithelialen Schicht einleiten.

Hier hat man nun den oben geschilderten Befund von Individuen anzuschließen, welche inmitten der Metamorphose standen. Es



Senkrechter Schnitt durch das Integument in der Nackengegend einer in Metamorphose stehenden Rana temporaria. Zur Demonstration der Vaskularisirung der Epidermis. *e* Epidermis; *se* subepidermoidale Schicht; *c* straffe Lederhaut; *v* Blutkapillare; v_1 kleine Arterie, die straffe Lederhaut durchsetzend. Die Kapillaren der subepidermoidalen Schicht dringen in die Epidermis ein.

zeigte sich stets das beschriebene Verhalten, d. h. bei Bufo in gleicher Weise wie bei Rana bestand überall eine subepitheliale Bindegewebsschicht, in welcher eine äußerst reichliche Ausbildung von Blutkapillaren bestand. Diese Kapillaren drangen überall zwischen die Zellen der Epidermis ein (vgl. obenstehende Abbildung). Hinsichtlich der Verbreitung dieser Einrichtung über den Körper fand ich, dass an den Fluren, in welchen Hautdrüsen ausgebildet waren, diese Blutkapillaren viel mächtiger entwickelt waren, als an den übrigen Körperstellen. Doch bestand hierin nur ein gradueller Unterschied: auch an Hautstellen, welche noch keine Drüsen besitzen, ist das Eindringen von Blutkapillaren zwischen die Epidermiszellen erkennbar. Ich konnte diesen Zustand bei allen (etwa acht) Exemplaren von Bufo cinereus, Rana esculenta und R. temporaria aufs deutlichste nachweisen. Alle diese Thiere waren in Metamorphose begriffen. Die meisten hatten noch Schwanzstummel von verschiedener Länge. Bei zwei Exemplaren, einer Bufo vulgaris und einer Rana temporaria, war der Stummel am Tage vor der Konservirung gerade ganz rückgebildet.

Ich war nun überrascht, als ich junge Fröschchen untersuchte, und zwar Rana esculenta und temporaria, ferner Hyla viridis und Bufo cinereus. Bei diesen fand ich nichts mehr von diesen intraepithelialen Blutkapillaren.

Ich habe viele Exemplare untersucht, einige zwei Wochen nach völlig abgelaufener Metamorphose, andere etwas ältere, in der Größe von 2—3 cm Gesammtlänge. Stets zeigte das Integument folgendes Verhalten: Über der straffen Lederhaut, die aus zahlreichen Faserlamellen zusammengesetzt war, bestand überall eine wohlausgebildete subepitheliale Schicht aus zartem, lockerem Bindegewebe mit Chromatophoren. Darüber fand sich die mehrschichtige Epidermis in bekannter Ausbildung: eine basale Cylinderzellenschicht, darauf mehrere Lagen rundlicher Zellen und den Abschluss bildete eine oder mehrere Lagen verhornter Zellen. Während ich nun durch die straffe Lederhaut zahlreiche Arterienäste in die subepitheliale Schicht verlaufen sah und in letzterer auch Kapillaren in Quer- oder Längsschnitten nachweisen konnte, fand ich doch nirgends mit Sicherheit, dass Blutkapillaren in die Epidermis eindrangen. Die Kapillaren der subepithelialen Schicht waren dabei ebenfalls viel weniger reichlich nachweisbar.

Fasse ich die im Vorstehenden gegebenen Thatsachen zusammen, so ergiebt sich, dass bei Anurenlarven am Ende der Larvenperiode die Entwicklung des Hautdrüsenapparates beginnt und gleichzeitig damit bildet sich zwischen der straffen Lederhaut und Epidermis eine subepitheliale Bindegewebsschicht aus. In diese hinein gelangen Blutgefäße, welche eine subepitheliale Kapillarauflösung erfahren. Viele von diesen Kapillaren dringen bis in die Epidermis hinein vor.

Diese Einrichtung des Gefäßapparates erfährt zur Zeit der Metamorphose eine hochgradige Steigerung, so dass während dieser Periode ein mächtiger subepidermoidaler Kapillarplexus besteht, von welchem aus zahlreiche Kapillaren in geschlängeltem Verlauf in die Epidermis eindringen. Diese erstrecken sich in vielen Fällen bis an die basale Fläche der oberflächlichsten Zellenlage der Epidermis. Kurze Zeit nach der Metamorphose ist ohne künstliche Injektion von dieser Einrichtung nichts mehr nachzuweisen. Ich füge hier noch bei, dass ich nicht behaupte, nach der Metamorphose fehlten die intraepidermoidalen Kapillaren gänzlich. Sie sind aber jedenfalls in viel geringerem Grade ausgebildet, als zur Zeit der Meta-

morphose, wo man sie mit Leichtigkeit ohne künstliche Injektion erkennen kann. Meist sind sie stark mit rothen Blutkörperchen gefüllt. Die natürliche Injektion ersetzt hier die künstliche. Es handelt sich hier also jedenfalls um eine hochgradige Steigerung der Vaskularisirung der Haut bei Anuren zur Zeit der Metamorphose.

Ich finde bei GOETTE eine diesbezügliche Angabe (Entwicklungsgeschichte der Unke pag. 758), worin er sagt: »Ein zweiter Ast des dritten Aortenbogens, nämlich die von BUROW zuerst genauer beschriebene Arteria cutanea, entwickelt sich erst während der Metamorphose. Dass bei ausgewachsenen Anuren die Hautathmung neben der Lungenathmung eine Bedeutung hat, ist eine längst bekannte Thatsache (RUSCONI[1], LEYDIG[2], GOETTE[3]).

Durch die Untersuchungen von BETHGE[4] wissen wir, dass bei Salamandra und Triton ein subepidermoidales Kapillarnetz ausgebildet ist. Hier bei den mit wohlausgebildeten Lungen versehenen Formen zeigen aber die Kapillaren ein viel engeres Lumen als bei Spelerpes, bei welchem in Folge der Rückbildung der Lungen die Haut in höherem Maße zur Respiration herangezogen wird (s. BETHGE l. c. Taf. XLIII Figg. 4, 5 und 6).

Fragen wir nach der Bedeutung der mächtigen Ausbildung eines subepidermoidalen Blutgefäßplexus, der sich sogar zwischen die Zellen der Epidermis in diese hinein fortsetzt, bei anuren Amphibien, so erscheint mir dies Verhalten leicht verständlich. Man hat nur die besonderen Vorgänge bei der Metamorphose der Anuren ins Auge zu fassen.

Es ist bekannt, dass die Anurenlarven schon sehr frühzeitig neben der Kiemenathmung eine Lungenathmung haben (RUSCONI, GOETTE). Die Umbildungen, welche während der Metamorphose stattfinden, sind ebenfalls bekannt (LEYDIG, GOETTE). Bei Gelegenheit der Untersuchungen, welche ich früher über die Entwicklung der Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien veröffentlicht habe[5], machte ich einige Angaben über diese wichtige Periode,

---

[1] RUSCONI, Développement de la grenouille commune. Milano 1826.

[2] LEYDIG, Allgemeine Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 1876.

[3] GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

[4] BETHGE, Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus, mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXIII. Heft 4. 1898.

[5] MAURER, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morph. Jahrbuch. Bd. XIII.

welche auch für die hier zu behandelnde Frage Bedeutung haben (l. c. pag. 334 und 335): »Am Ende der Larvenperiode von Rana esculenta, wenn die vorderen Extremitäten kurz vor ihrem Durchbruch stehen, zeigen sich an der inneren Lamelle des Kiemendeckels zahlreiche helle Knötchen, welche auf Schnitten sich als Lymphfollikel erweisen, deren Zellen aber zwischen die Zellen des deckenden Epithels einwandern. Diese Follikel sind meist unregelmäßig angeordnet. . . . Die in der äußeren Kiemenhöhle eingeschlossenen Kiemenbüschel werden kürzer und dicker, und besonders ist das sie überziehende Epithel nicht mehr einschichtig und platt, sondern mehrschichtig, und die tiefsten Schichten bestehen aus kubischen Zellen. Es beweist dies schon, dass die Kiemenathmung kaum mehr bestehen kann. Der erste Vorgang, der den Beginn der Metamorphose anzeigt, ist der Durchbruch der vorderen Extremitäten. Daran schließt sich die Entwicklung des bleibenden Mundes unter Ausbildung des Kieferapparates und Rückbildung des Hyoidbogens. Gleichzeitig damit vollzieht sich die Rückbildung der hinteren knorpeligen Kiemenbogen mit den Kiemenbüscheln und der ganzen äußeren Kiemenhöhle . . . . Die ganze Rückbildung des Kiemenapparates verläuft unter dem Bilde einer akuten Entzündung. Bekanntlich wird mit dem Beginn derselben der Mund geschlossen und während der Dauer der Kieferentwicklung und Kiemenrückbildung keine Nahrung aufgenommen.« Wir finden somit erstens, dass zur Zeit der Metamorphose die Kiemen als respiratorische Organe nicht mehr funktioniren, zweitens ist die schon zur Larvenzeit bestehende Lungenathmung während dieser Zeit durch die angegebenen Verhältnisse wesentlich erschwert. Es werden für diese Periode somit Einrichtungen nothwendig, welche hier vikariirend eintreten können. Das wird erreicht durch die temporär gesteigerte Ausbildung jenes Blutgefäßplexus in der Haut. Erwiesen wird meines Erachtens diese Bedeutung der subepidermoidalen und epidermoidalen stark entwickelten Kapillaren durch die Thatsache, dass ganz kurze Zeit nach der Metamorphose von dieser mächtigen Gefäßbildung nichts mehr nachweisbar ist. Dieselbe ist dann auf den geringen Grad der Ausbildung wieder zurückgegangen, der sie ohne künstliche Injektion nicht sichtbar erscheinen lässt.

Heidelberg, Juli 1898.

Bemerkungen zur anatomischen Nomenklatur.

Von

C. Gegenbaur.

Auch das Leben einer Wissenschaft bekundet sich an Vorgängen, welche eine Änderung unserer Vorstellungen hervorbringen und damit auch neuen Benennungen den Ursprung geben. Gründet sich das Alles in erster Reihe auf die Erfahrung, so ist doch diese selbst nicht bloß nach dem Objekte verschieden, sondern vielmehr auch nach den mannigfachen Beziehungen, in welche der ordnende Geist die empirischen Ergebnisse bringt. Als genauere Kenntnisse von der Muskulatur entstanden und für die einzelnen Muskeln des Körpers präcisere Beziehungen sich darstellten, konnte die lange geltende Unterscheidung nach Regionen des Körpers und durch bloße Numerirung nicht mehr genügen, und es wurden ihnen besondere einzelne Benennungen zu Theil, welche die herkömmliche Betrachtungsweise verdrängten. Das alte, die gesammte Schädelbasis umfassende »Os basilare« des MUNDINUS ward reducirt und verschwand in seinem anfänglich angenommenen bedeutenden Umfange, als die Knochenkenntnis am Cranium sich fester zu begründen begann. Unzählige alte Benennungen gingen zu Verluste mit dem Fortschreiten der Wissenschaft. Es waltet auch hier der Kampf ums Dasein und schafft Neues, indem es Altes vergehen lässt. Wenn auch einmal ein veralteter Namen da oder dort wiedererscheint, wie neuerlich noch im »Cribrum benedictum«, welches in einem weit verbreiteten Lehrbuche der Anatomie wohl mehr als historisches Kuriosum konservirt war, so hat doch die Zeit über diese Art Benennungen längst das Urtheil gefällt und es steht nicht zu befürchten, dass jenem Vorgange eine starke Nachfolge zu Theil werde. Das Bessere ist auch das Stärkere, welches im Wettbewerb mit dem Veralteten den Sieg gewinnt.

Wenn man in der Beobachtung und richtigen Würdigung dieses im Stillen sich vollziehenden Umgestaltungsprocesses eine gewissermaßen spontane Aktion der Zeit sehen könnte, und daraus auf das Unnütze oder doch Überflüssige eines direkten Eingreifens von Seiten der Fachmänner schließen möchte, so wäre das gänzlich verfehlt. Denn der Fortschritt geht immer von einzelnen Forschern aus, jenen, die das Bessere hervorgebracht und deren Beispiel Andere folgen. Gleichgültig ist daher, ob in Mehreren zu gleicher Zeit die gleiche Erfahrung jeweils den gleichen Gedanken hervorbrachte. Der Fortschritt bleibt aber zerstreut und kommt nicht zur allgemeinen Wirksamkeit, da schon die Gewohnheit neben dem Neuen noch manches Alte erhält. Daher ist der Wunsch nach einer kritischen Sichtung und Sammlung der Fortschritte in der Nomenklatur vollkommen berechtigt, zumal wenn damit zugleich eine gewisse Übereinstimmung für die Litteratur erzielt werden soll.

Schon vor längerer Zeit traten in Amerika Bestrebungen hervor, die anatomische Nomenklatur sowohl zu vereinfachen als auch präcisere Bezeichnungen für Manches einzuführen (Wilder). Es liegt außer meiner Absicht, auf diese Versuche hier einzugehen, zumal sie ziemlich verschieden sind von jenen, welche von einer Anzahl deutscher Anatomen durch die Bearbeitung und Veröffentlichung einer anatomischen Nomenklatur unternommen wurden. Wenn auch nicht Alles, was darin aufgenommen ist, als für alle Zeiten »festgelegt« gelten kann, denn das würde doch in auffallendem Widerspruch stehen mit dem Leben einer Wissenschaft, so ist doch das Bestreben auch in seiner Form anzuerkennen, und ich habe keineswegs die Absicht, eine kritische Betrachtung des dort gegebenen Gesammtmaterials hier vorzunehmen. Nur einige Punkte mögen hier berührt werden.

In der Entwicklung der Anatomie kam es sehr bald zur Benennung einzelner Theile nach den Autoren, welchen jene Theile die Entdeckung oder doch die erste genauere Darstellung verdankten, und so kam eine nicht geringe Anzahl von Autoren-Namen in enge Verbindung mit der anatomischen Nomenklatur. Die Geschichte der Anatomie fand so wenigstens einen theilweisen Ausdruck in der Nomenklatur, und trat darin bereits dem Lernenden entgegen, in welchem sie Vorstellungen jener Zeiten erwecken musste.

Durch Henle ward bereits die Entfernung jener alten Benennungen in Vollzug gesetzt, und dafür kamen neue zur Einführung. Das stützte sich darauf, dass jene Namen manchmal mit Unrecht einen Mann als den Entdecker bezeichneten und damit einem geschichtlichen Irrthume Ausdruck gaben. In der neuen Nomenklatur hat jenes radikale Verfahren konsequente Anwendung gefunden. Mit den neuen Benennungen sollen die historischen Namen verschwinden.

Es ist gewiss richtig, dass die Benennung »Fallopischer Kanal« nichts Weiteres näher ausdrückt, als einen Anatomen-Namen, und dass »Canalis facialis« auch die Vorstellung des Inhalts andeutet, und damit zugleich etwas sehr Wichtiges berührt. Aber der Anfänger bleibt noch längere Zeit fern vom vollen Verständnis jener Andeutung, und es ist die Bedeutung jenes Kanals auch mit dem Nervus facialis keineswegs abgethan, da der Fallopische Kanal ja doch nicht irgend einem anderen Nervendurchgange durch die Schädelbasis gleichwerthig ist. Es ist mit dem neuen Namen nicht viel Sachliches gewonnen, aber ein an eine bedeutsame Periode der Geschichte der Anatomie geknüpfter Name ist da vertilgt, wo er Jahrhunderte in Ehren existirte. Dieser Art bestehen zahlreiche Beispiele. Ein seichter Utilitarismus versucht die Wurzeln auszurotten, durch welche die Anatomie mit ihrer Geschichte im Zusammenhang steht. Aber jene Namen bleiben ja der Geschichte der Anatomie, welche auch die Verdienste jener Männer darzustellen hat; dort mag man sie lesen. Gewiss, sie finden sich da. Aber es ist nicht gleichgültig, ob der Leser eine Anregung daraus empfängt, der er nicht entgehen kann, wenn er jene Namen mit anatomischen Thatsachen lebendig verknüpft sieht: Von einem Fallopischen Kanal zu lesen wirkt anders, als bei den Verdiensten des Fallopius auch jenen Kanal erwähnt zu sehen. Die Geschichte gehört zu den Grundlagen unserer Bildung, und die Geschichte der Wissenschaft ist ein wenn auch kleines Stück davon, die der Anatomie hat für den Arzt ihre Bedeutung. Eine Verkümmerung des Zuganges zu dieser Geschichte käme einer Schmälerung der geistigen Interessen gleich. Es ist also viel mehr als die Pietät, welche uns zur Erhaltung jenes Theiles der anatomischen Nomenklatur auffordert. Ich kann also im

Übrigen His nur zustimmen, wenn er in der Einleitung zur »Anatomischen Nomenklatur« der Beibehaltung jener »ehrwürdigen Namen« das Wort redet und es der Zeit anheimgegeben wissen will, die eine oder die andere Benennung zu aboliren, wenn sie sie nicht erhalten kann. Auch Kollmann hat sich ebenfalls dahin geäußert, dass er die Autoren-Namen nicht nur nicht verschmähe, sondern sie beschütze; »als das oft einzige Mittel, um mit der Vergangenheit in Kontakt zu bleiben«.

Die Verwendung von Autoren-Namen zur Nomenklatur setzte sich fort bis in die neueste Zeit. Es sind freilich andere Objekte, um die es sich dabei handelt, Theile von Theilen, in vielen Fällen, namentlich im Gebiete der mikroskopischen Anatomie, solche Dinge, aus denen selbst eine unterscheidende Bezeichnung schwer zu gewinnen sein dürfte. Für Andere ist ja begonnen, die Autoren-Namen zu ersetzen, so dass die Häufung solcher neuen Namen, deren Bedeutung mit denen der alten Autoren größtentheils keine Vergleichung zulässt, wohl eine Grenze findet. Vor Allen fehlt jenen neuen Namen ein tieferer geschichtlicher Hintergrund.

Von größerer Wichtigkeit muss ich eine vor mehr als dreißig Jahren angeregte, in der neuen Nomenklatur gar nicht berücksichtigte Frage halten, jene vom Gebrauche aus dem Griechischen stammender Worte. Es ist keineswegs »philologische Pedanterie«, die mich hierzu führt, sondern es sind neben der historischen Richtigkeit auch praktische Interessen, indem die Beachtung jener damals ins Auge gefassten Punkte auch eine viel präcisere Unterscheidung der Objekte gestattet. Ein großes Verdienst um diese Nomenklaturfrage hat sich der verstorbene Geheimrath S. Schultze in Greifswald erworben, durch einen in der »Deutschen Klinik, 1859, Nr. 44« veröffentlichten Artikel, welcher unverdientem Vergessen anheimgefallen scheint. Der Sohn, Herr Geheimrath B. Schultze in Jena, hat gütigst gestattet, dass dieser Artikel hier, mit Weglassung einiger nicht zur Sache gehöriger Stellen, zum Abdruck gelangt. Er mag am besten für diese Sache sprechen, welche durch eine schon mehrere Jahre vorher entstandene Diskussion, an welche Schultze anknüpft, eingeleitet war.

Dr. Sigmund Schultze, Über die Bedeutung und den Unterschied der anatomischen Namen, welche sich in »īdēs« und »idēus« endigen, nebst einigen vorläufigen Bemerkungen über die heutige anatomische Nomenklatur überhaupt.

In Nr. 1 der Deutschen Klinik vom Jahre 1855 befindet sich ein Aufsatz der Herren Geh. Med.-Rath Kilian und Geh. Reg.-Rath Ritschl in Bonn »über die richtige Aussprache der in ideus ausgehenden anatomischen Adjektive«, auf welchen, so viel ich weiß, bisher keine Berichtigung erfolgt ist, obgleich eine solche wegen des mehrfach irrthümlichen Inhalts dringend nöthig erscheint.

Mir ist dieser Aufsatz, den ich bei seinem Erscheinen übersehen hatte, vor Kurzem durch die gefällige Mittheilung eines Kollegen bekannt geworden, der zugleich den Wunsch aussprach, dass ich mich in meinen anatomischen Vorträgen der von den Herren etc. Kilian und Ritschl als allein richtig empfohlenen Endbildung der fraglichen Namen in īdēs bedienen möchte. Ich habe versprochen, die Sache einer gründlichen Beleuchtung zu unterwerfen,

die ich um so mehr der Öffentlichkeit zu übergeben die Pflicht fühle, als es sich, neben der für die deutschen Ärzte höchst nöthigen Feststellung der Bedeutung und des Unterschiedes von Worten wie thyroides und thyroidēus, um die Vertheidigung der Anatomen des 16. und 17. Jahrhunderts gegen völlig ungegründete Beschuldigungen handelt.

Beide Herren gehen in fast unbegreiflicher Weise von der Ansicht aus, dass durch die in ides und idēus endenden Kunstausdrücke überall das Gleiche, nämlich eine Ähnlichkeit in der Form, bezeichnet werden solle. Es bedeutet aber »processus mastoides« ein warzenförmiger Knochenfortsatz und »foramen mastoidēum« ein zu dem warzenförmigen Fortsatz gehöriges Loch. Es würde Unsinn sein, wenn man das Loch warzenförmig, foramen mastoides, nennen wollte. Eben so verhält es sich mit processus condyloides und foramen condyloidēum, cartilago thyroides und arteria thyroidēa und musculus cricothyroidēus, sowie den zahlreichen ähnlich gebildeten Namen; die Löcher, die Gefäße, die Muskeln, die Bänder etc. sind nicht knopfförmig oder schildförmig, sondern sie gehören den warzenförmigen, knopfförmigen, schildförmigen Organen als mit ihnen in Verbindung stehende Theile an.

Bekanntlich wurden von den griechischen Ärzten und Naturforschern, z. B. von Hippokrates und Aristoteles, eine große Zahl Organe und ganze Organismen nach ihrer Ähnlichkeit mit anderen Körpern oder Organismen benannt, und diese Namen von εἰδος in ειδης gebildet. So entstanden die Namen ζῶα γαλέωδη, σελαχώδη; ὑμὴν χοριοειδής, χόνδρος θυρεοειδής, ἀρυταινοειδής und viele andere, die großentheils noch jetzt in latinisirter Form in der Wissenschaft eingebürgert sind. Die an diesen Organen befindlichen Öffnungen, befestigten Muskeln, daran verzweigten Gefäße und Nerven benannten sie bloß mit Zahlen, z. B. erstes, zweites, drittes Muskelpaar, Loch, Gefäß etc., ungefähr so wie wir jetzt noch die Paare der Hirnnerven vom ersten bis zum zwölften zählen[1]. Diese Zahlenbezeichnungen vererbten sich von Galen auf die Ärzte des 15. und 16. Jahrhunderts; sie mussten jedoch bei jeder neuen Entdeckung oder veränderten Ansicht umgeändert werden, und so entstand eine grenzenlose Verwirrung der Nomenklatur, welche zuerst Jacob Sylvius[2] in der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts dadurch löste, dass er den meisten Muskeln, Gefäßen etc. eigene Namen gab. Laurentius[3] sagt von ihm l. c. pag. 15: »J. Sylvio haec prima debetur laus, quod musculorumque et vasorum omnium sylvam ac confusionem in exquisitum ordinem digesserit et propriis nominibus designarit, quae nunc ab omnibus Anatomicis retinentur.«

---

[1] Nur sehr wenige Muskeln wurden von den griechischen Ärzten mit Namen bezeichnet, z. B. crotaphites, masseter, diaphragma, mesopleurii.

[2] Jacques Dubois lehrte zu Paris seit 1531 unter mehrfachen Kämpfen mit der dortigen Fakultät, bis er 1550 zum Professor ernannt wurde; er starb 1555, 76 Jahre alt.

[3] Du Laurens war Leibarzt Heinrich's IV. von Frankreich, zugleich Professor in Montpellier, und starb 1609 zu Paris. Er schrieb Historia anatomica humani corporis, Francoforti, 1600? fol. (in fine praefationis annus 1599). Diese seltene Ausgabe besitze ich; er selbst erwähnt pag. 15 eine frühere, die er als Lehrer zu Montpellier veröffentlicht habe, und Portal (Histoire de l'anatomie) citirt eine solche: Frankfurt 1595, ohne sie jedoch gesehen zu haben.

Ob J. Sylvius auch die in ideus ausgehenden Namen gebildet, kann ich mit Sicherheit nicht angeben, da ich jetzt die Werke desselben nicht zur Hand habe. Ich bezweifle es jedoch, weil Laurentius in der Historia anatomica pag. 136, 137 für die an den Zungenbeinen und dem Kehlkopf belegenen Muskeln noch keine Namen hat; er beschreibt sie nach Ursprung und Ansatz, unterscheidet sie aber nur der Zahl nach, wie Galen und dessen Nachfolger

Ein Zeitgenosse von Laurentius, Caspar Bauhin, scheint der »sinnreiche« Erfinder der in idēus ausgehenden medicinischen Namen zu sein, und von ihm hat Laurentius vielleicht die wenigen in idēus ausgehenden Namen, die ich bei ihm finde, wie »coracoidēus, mastoidēus musculus«, entlehnt, denn Bauhin's erste anatomische Schrift war 1588 erschienen. Bauhin war zu Basel Professor der griechischen Sprache, der Anatomie, Botanik und praktischen Medicin. Er ging offenbar von dem in den klassischen griechischen Schriftstellern vorkommenden Adjektiven Διομήδειος von Διομήδης, λυκομήδειος von λυκομήδης, Εὐκλείδειος von Εὐκλείδης aus, um in den von ihm gebildeten anatomischen Namen thyroideus, hyoideus, cricoarytaenoideus etc. die Zugehörigkeit der so benannten Organe zu solchen, welche ihrer Ähnlichkeit wegen thyroides, hyoides etc. genannt waren, auszudrücken.

Ihm folgte der berühmte Pariser Professor Riolan, der selbst von sich sagt, dass er beim Beginn seiner anatomischen Studien sich an die erste 1605 erschienene Ausgabe des Theatrum anatomicum von Bauhin gehalten habe. Riolan unterscheidet eben so wie Bauhin überall auf das Bestimmteste zwischen der die Ähnlichkeit ausdrückenden Endung īdes und der die Zugehörigkeit ausdrückenden Endung idēus. Er verdient daher in keiner Weise den ihm von Herrn pp. Kilian gemachten Vorwurf, »die lateinische Endigung auf ideus durchweg gebraucht zu haben und der Erste zu sein, der die verwerfliche Weise der latinisirten Endsilben eingeführt habe.« Herr Kilian hat sich hierbei jedenfalls auf einen unzuverlässigen Gehilfen verlassen, denn z. B. auf pag. 312 der Opera anatomica J. Riolani filii, Lutet. Paris. 1649. fol. würde er »os hyoides« und »musculus geniohyoidēus«, »apophysis pterygoides« und »musculus pterygoidēus«, auf der folgenden Seite »cartilago thyroides, arytaenoides und cricoides«, dagegen »musculus cricothyroideus, arytaenoidēus« etc. gefunden haben, und so überall, wo es sich bei den verschiedenen Organen um den bezeichneten Unterschied beider Endigungen handelt, und dies in allen Werken Riolan's.

In gleicher Weise unbegründet ist der Vorwurf, welchen Herr Kilian dem »Brüsseler Arzte« Adrian Spigel macht. A. Spigel, der, beiläufig gesagt, zwar in Brüssel geboren, aber Professor in Padua war und dort seine anatomischen Werke schrieb, gebraucht ganz in derselben Weise wie Bauhin und Riolan die Endigungen ides und idēus vollkommen richtig da, wo sie hingehören, wie man sich auf pag. 104, 105, 127, 128 seiner Libri decem de humani corporis fabrica, Venetiis 1627, überzeugen kann.

Eben so unbegründet wie die Riolan und Spigel gemachten Vorwürfe ist das dem »unsterblichen« J. B. Morgagni gezollte Lob, denn auch dieser hat keineswegs »die einzig richtige Endigung in ides beibehalten«, sondern gebraucht ides und idēus (oder vielmehr idaeus), um den angegebenen Unterschied in der Bedeutung auszudrücken. In der berühmten Abhandlung über den Kehlkopf, nach welcher man den ventriculus Galeni gewöhnlich sehr unpassend ventriculus Morgagnii nennt (Adversaria anatomica omnia, Lugd.

Bat. 1723. 4), spricht er pag. 16, 18, 33, 35, 37, 38 von der »glandula arytaenoidaca«, von den »musculi thyroarytaenoidaei, cricoarytaenoidaei, geniohyoidaei«, den »sinus ethmoidaei« und »sphenoidaei«, während er die »cartilago thyroïdes, cricoïdes« etc. stets in dieser Weise bezeichnet; freilich entschlüpft seiner Feder zuweilen auch ein Muskelname in ides, der zu diesem Ausgange nicht so wie der deltoides berechtigt ist.

Wenn endlich Herr Geh. Med.-Rath Kilian versichert, »dass die verwerfliche Weise der latinisirten Endsilben (nämlich ideus — aber auch ides sind latinisirte Endsilben, im Anfange des XVIII. Säculums zur völlig allgemeinen Mode geworden und sich unverändert bis auf unsere Tage erhalten habe«, so muss ich auch dieser Behauptung widersprechen. Sie kann für die Mehrzahl der deutschen Ärzte, die keinen Begriff von der Bedeutung der fraglichen Endsilben im processus mastoides und foramen mastoideum haben, allerdings gelten. Aber unsere Nachbarn in Frankreich, England und Italien sind berechtigt, diesen Vorwurf abzulehnen. In Frankreich weist jedes bessere Lexikon schon die Schulknaben auf den Unterschied der Bedeutung beider Endsilben hin, denn sie sind in die Sprache des gemeinen Lebens übergegangen. Selbst die in Deutschland erschienenen Wörterbücher der französischen Sprache liefern den Beweis. Man schlage z. B. in Mozin's Dictionnaire, Stuttgart 1812, die Wörter »arytenoide, mastoide, thyroide und arytenoidien, mastoidien, thyroidien« auf, um die Angabe zu finden, dass die letzteren in »idien« das bedeuten, was zu den drei ersten in »ide« zugehörig ist, als Muskeln, Bänder, Gefäße etc. Davon, dass die anatomischen, physiologischen und überhaupt medicinischen Schriftsteller in Frankreich diesen Unterschied beachten und seit dem 17. Jahrhundert beachtet haben, kann man sich durch Nachschlagen der Anatomie descriptive von Jamain und Verneuil, Paris 1853, pag. 38, 544; der Eléments de Physiologie von Richerand, Paris 1820, Tom. II. pag. 374; des Traité de Pathologie externe par Vidal, Tom. IV., Paris 1840. pag. 370, 371, sowie der Werke von Lieutaud, Cuvier, Geoffroi St. Hilaire, Cloquet etc. überzeugen.

In gleicher Weise haben die Italiener ihr »ide« und »ideo«, das dem ïdes und idēus entspricht und meistentheils richtig gebraucht wird, wenngleich die lateinischen Endungen öfters von ihnen verwechselt werden. Ich verweise auf die mir gerade zur Hand liegenden Elementi di fisiologia e notomia comparativa di Giuseppe Jacopi, Milano 1809, Tom. III., z. B. pag. 11: »l'osso joide, cartilagine tiroide« etc.

Auch die Engländer haben für ides die Endung »id«, z. B. hyoid, thyroid, cricoid, und für ideus »idean«, z. B. tracheocricoidean articulation (Todd, Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. III. 1847. pag. 104), allein sie gebrauchen häufig dazwischen die lateinischen Endigungen, wie z. B. auf der angeführten Seite »os hyoides, thyro-hyoidei muscles, ligamentum crico-thyroideum« etc. Oder bei Grant Outlines of comparative anatomy, London 1841, pag. 569: »the arytaenoid, thyroid, cricoid cartilages; the hyo-, crico- and sterno-thyroidei muscles«, und pag. 163: »the os hyoides, the genio-hyoideus, the omo-hyoideus« und richtig »the deltoides«. Oft freilich verwechseln in neuerer Zeit die englischen Schriftsteller beide Endigungen, und man vermisst jene scharfe Unterscheidung, wie sie z. B. von Cheselden in seiner Anatomy of the human body, London 1722, beobachtet wurde.

Selten wird von deutschen Ärzten der Gegenwart diese Unterscheidung so richtig durchgeführt, wie es Professor Theile in seiner Dissertatio de mus-

culis nervisque laryngis, Jena 1825, gethan hat. Aber es ist gewiss nicht unmöglich, dass die deutschen Gelehrten (und auf diesen Namen dürfen die Doktoren doch wohl einigen Anspruch machen) sich eine ähnliche Sicherheit der grammatischen Bildung, wie sie bei den benachbarten Nationen herrscht, aneignen können.

Es bleibt nun noch die Frage zu erörtern, ob die Endigung in idēus, nachdem sie ein so entschiedenes Bürgerrecht erlangt hat, grammatikalisch zu rechtfertigen oder als »barbarisch« mit dem von Herrn pp. RITSCHL ausgesprochenen Banne zu belegen ist? Ich fühle sehr wohl, dass ich keineswegs befugt bin, eine entscheidende Stimme über diese Frage abzugeben, und dass ich mich den Herren Philologen gegenüber einer Gefahr aussetze, die an die des Kirschenessens mit vornehmen Herren erinnern könnte. Ich will nur im Vertrauen auf meine gute Absicht und mit der ausdrücklichen Bitte um humane Belehrung die Hilfe der Philologen in Anspruch nehmen, um eine wissenschaftliche Lösung der Frage zu erzielen, die zu einem Ehrenpunkte deutscher Wissenschaft geworden ist, seit sie mit einem auf unrichtige Prämissen gegründeten Spotte und Vorwürfen übergossen ist.

Die griechische Sprache, die bildsamste und gebildetste, bietet gewiss die Möglichkeit, ein dem Bedürfnis der medicinischen Wissenschaft ganz unentbehrliches Adjektiv, das den Begriff der Zugehörigkeit ausdrückt, zu liefern. Die Endigung in ειος, durch welche die Personal-Adjektiven gebildet werden, wie Ὁμήρειος, γυναικεῖος, βασίλειος und die in ικος und αιος, βασιλικός, εἰρηνικός und εἰρηναῖος, χερσαῖος etc., bieten hierzu die Anleitung, und ich erwähnte schon, dass die von NIKOMEDES, DIOMEDES, PHEREKYDES, HERAKLIDES, EUKLIDES gebildeten Adjektiva in ειος zu der analogen Bildung der medicinischen Zugehörigkeits-Adjektiva in ideus veranlasst haben. Die Adjektiva in ides, wie mastoides, wurden als Nomina propria betrachtet, wie eine sehr große Zahl der griechischen Eigennamen, z. B. PHEREKYDES, ursprünglich Adjektiva sind, von denen dann wieder in den mannigfachsten Formen Adjektiva gebildet wurden. Griechen und Römer gebrauchten eben so wie wir solche Adjektiva, die Theile des menschlichen Körpers bezeichnen, als Substantiva. Sie sagten ἡ ἀριστερά, wie wir »die Linke«, der Vagus, der Deltoides, der Styloides, die Cornea, die Arachnoides etc. sagen. Jeder Sachverständige weiß, dass damit der nervus vagus, der musculus deltoides, der processus styloides, die tunica cornea und arachnoides gemeint sind. Auch dagegen, dass die Organe des lebenden Körpers als lebende Körper betrachtet werden, für welche die Endung ειος vorzugsweise von den Alten gebraucht wurde, kann kein Einspruch erhoben werden, wenn man beachtet, dass die Organe, selbst abgetrennt, zu selbständigen Lebensäußerungen befähigt sind.

Herr pp. RITSCHL behauptet zwar, dass von Worten wie νεῖκος, κῦδος, εἶδος etc. Adjectiva composita ausschließlich mit der Endung ης gebildet werden; ich bin aber überzeugt, dass er mir zugeben werde, der Name Φερεκύδης sei von κῦδος adjektivisch gebildet und dass kein Grieche Anstand genommen haben werde, das Kind desselben Φερεκύδειος παῖς zu nennen. Von Ἡρακλείδης, dessen Name zwar nicht von εἶδος abgeleitet wird, hat GALEN Ἡρακλείδειος, und er würde wohl eben so von Πολυείδης, den er vielfach anführt, ein φάρμακον Πολυείδειον benannt haben, wenn sich ihm dazu Gelegenheit geboten hätte. Πολυείδης aber muss sicher von εἶδος abgeleitet werden. Ja es findet sich sogar bei CLEMENS ALEXANDRINUS πολυείδεια für Vielgestaltigkeit und eben so μονο-

εἴδεια bei Sextus Empiricus. Ich habe weder den Sextus Empiricus adversus mathematicos noch den Clemens Alexandrinus, beide ungefähr Zeitgenossen von Galen, gelesen, sondern verdanke diese Nachweisungen nur meinem galenischen Πολυείδης, der mich veranlasste, die Rost'sche Ausgabe des Passow-schen Handwörterbuches (Leipzig 1852) nachzuschlagen, wo ich außerdem auch noch πολυείδια als von Plato gebraucht fand, wonach vielleicht sogar πολυείδιος auf Gnade hoffen dürfte. Ich möchte mir nun die Frage erlauben: ob nicht durch μονοείδεια und πολυείδεια die Adjektiva in ειδειος, von ειδης gebildet, einige Rechtfertigung finden können?

Es bleibt ferner zu entscheiden, ob die von Morgagni gewählte Endigung ειδαιος, idaeus, wovon ich oben Beispiele angeführt habe, den Vorzug verdiene, oder ob die Endung ικος annehmbar sei?

Sonderbarer Weise hat sich bei zwei Knochen, dem os sphenoides und os ethmoides, schon seit längerer Zeit die Sitte eingebürgert, die von diesen Namen abgeleiteten Zugehörigkeits-Adjektiva in alis zu bilden. Unsere Handbücher haben ein rostrum sphenoidale, cornua und antra sphenoidalia, cellulae ethmoidales, foramina ethmoidalia etc., ohne dass ein Grund für diese Abweichung von der ursprünglich eingeführten Endigung in idēus vorhanden wäre. Ob das bei Plinius vorkommende »brachialis«, mit der lateinischen Endung an dem aus dem Griechischen stammenden Hauptworte, diese Adjektiva weniger »barbarisch« machen kann, als die in idēus ausgehenden, stelle ich der Entscheidung der Philologen anheim.

Nachschrift. Als ich vorstehenden Aufsatz im Juli 1859 niederschrieb, standen mir, wie oben erwähnt, die Werke von J. Sylvius nicht zu Gebote. Inzwischen hat mir eine Reise Gelegenheit gegeben, sie auf der königlichen Bibliothek zu Berlin zu benutzen, und ich ergänze daher die obige Angabe. In J. Sylvii Ambiani opera medica, ed. Renatus Moreau. Col. Allobr. 1630. fol. sind die Kehlkopf- und Zungenbeinmuskeln noch ohne Namen und nur der Zahl nach angeführt, wie bei Galen; eben so die später mit in idēus ausgehenden Namen bezeichneten Gefäße, Nerven und Knochenöffnungen. Aber es finden sich auf pag. 113 und 119 die Muskelnamen »mastoidēi« und »coracoidēi«; von ihm also hat Du Laurens wahrscheinlich diese Namen übernommen und Bauhin dann die weitere Anwendung ausgeführt.

Vom Bau des Wirbelthiergehirns.

I. Theil. Salmo und Scyllium.

Von

Dr. B. Haller,

a. o. Professor für Zoologie an der Universität Heidelberg.

Mit Tafel XII—XXII und 23 Figuren im Text.

Eine Reihe von Arbeiten der letzten zwei Decennien beweisen zur Genüge, dass die Überzeugung, nur durch die Erforschung des Hirnbaues niederer Wirbelthiere die Hirnstruktur überhaupt erklären zu können, anderen traditionellen Ansichten gegenüber immer mehr Platz greift. Man ist auf diese Weise zum Verständnis einzelner Fragen gelangt, das auf dem Wege der Erforschung des Hirns höherer Amnioten nie hätte erreicht werden können und man kann getrost hinzufügen, dass selbst die trefflichsten neueren technischen Mittel — auch mit Hilfe des Experimentes und der klinischen Beobachtung — in der alten Weise ausgeübt, dazu nie hätten genügen können. Letztere haben, angewandt durch eine große Reihe oft vorzüglicher Beobachter, eine gewaltige Menge von Bausteinen zum Bau der Hirnanatomie geliefert und haben Strukturverhältnisse aufgedeckt, deren Ermittelung man zur Zeit der Karmintinktion für kaum möglich gehalten hätte. Andererseits hat das Experiment und die richtig geführte klinische Beobachtung zu jeder Zeit zu werthvollen Ergebnissen geführt. Bezüglich der physiologischen Erforschung des Hirns niederer Wirbelthiere ist freilich noch immer zu beklagen, dass sie zu wenig umfangreich ist.

Geschah also in der obigen Richtung auch das Möglichste, so müssen wir doch objektiv zugeben, dass man nur dort zu einem klaren Verständnis zu gelangen im Stande war, wo die Erforschung

der Bauverhältnisse niederer Formen genügende Berücksichtigung fand. Als Beleg für meine Behauptung möchte ich bloß die Erforschung der Vorderhirnverhältnisse der Reptilien anführen.

Die Überzeugung, dass nur durch die Aufklärung des Hirnbaues niederer Cranioten und der nachherigen Würdigung der Verhältnisse der folgenden Stufenreihe der Wirbelthiere das volle Verständnis für den Bau des Menschenhirns erreicht werden kann, hat sich aber nur ganz allmählich Bahn gebrochen, was der Einsicht in die großen Errungenschaften der vergleichenden Methode auf anderen Gebieten der thierischen Morphologie zuzuschreiben ist. Es wäre aber vollständig verfehlt anzunehmen, dass diese einzig wahre Richtung sich in der Hirnanatomie völlig eingebürgert hätte, denn im Gegentheil, die weit größere Zahl der Hirnanatomen hält auch noch heute fest an dem traditionellen Gedanken, die Forschung, wenn nicht ausschließlich, doch hauptsächlich auf das menschliche Hirn oder doch auf jenes der höheren Säuger zu beschränken. Andererseits fehlt es auch vielfach bei sonst gutem Willen an richtigem Verständnis für wirkliche Vergleichung und es wird nur zu oft angenommen, die Berücksichtigung der Hirne verschiedener Thierformen sei an und für sich schon Vergleichung.

Durch die menschliche Hirnanatomie sind aber auch diejenigen Forscher, welche die Ermittelung des Hirnbaues der Anamnia und der niederen Amniota sich zur Aufgabe gestellt haben, oft genug beeinflusst worden und darum versuchten sie leider nur zu häufig Beziehungen, die in der deskriptiven Anatomie als mehr oder weniger gesichert galten — vielfach aber auch nur bloße Benennungen aus der deskriptiven Anatomie — in die Anatomie jener niederen Formen zu übertragen. Dies geschah meistens, ohne vorher die Zulässigkeit einer solchen Handlungsweise genauer geprüft zu haben. Hierdurch wurden oft leichter zugängliche Verhältnisse für höchst komplicirt erklärt, und es droht wegen dieser Verwicklung der Verhältnisse die Gefahr, die Hirnanatomie den ihr fernerstehenden Biologen unzugänglich zu machen. Es wäre dann die Zeit nahe gerückt, wo dieses Bild biologischer Forschung das geistige Feld verhältnismäßig weniger Specialforscher werden würde, was gewiss jedem freien Forscher außer Absicht liegt und in Verfolgung dieses Weges zu einem Rückschritt führen würde.

Möge man die Hirnanatomie vom Standpunkte des praktischen Bedürfnisses oder von jenem der Stammesgeschichte betrachten, so kann doch nur ein und dasselbe Ziel vor Augen schweben, die Bau-

verhältnisse des Wirbelthierhirns möglichst in ihrem ganzen genetischen Zusammenhange zu erfassen. Von diesem Standpunkte ausgehend, musste der Plan vorliegender Arbeit entworfen werden. Es handelte sich also in erster Linie darum, eine Fischform ausfindig zu machen, die neben den möglichen Ursprünglichkeiten auch eine gewisse Differenzirung bezüglich der Fasersysteme aufweist. In vieler Beziehung wäre einer der älteren Haie besser gewesen als ein Knochenfisch, der ja einer abgezweigten und einseitig entwickelten Gruppe angehört, die Selachier bieten aber so wenig Differenzirung bezüglich der einzelnen Längsbahnen, besonders in der Oblongata — und so steht es auch mit Petromyzon — dass eine genaue Trennung dieser von einander fast unmöglich wird, was bei den Knochenfischen nicht der Fall ist. Mir dünkte es also für geeigneter, einen älteren Knochenfisch zur genaueren Untersuchung zu wählen, die Verhältnisse bei demselben bezüglich der Ursprünglichkeit aber durch Berücksichtigung jener der Haie und selbst, so weit förderlich der Petromyzonten zu prüfen.

Eine Vergleichung des Gewonnenen mit den Zuständen bei den Amnioten wurde in dem vorliegenden Theil der Arbeit der Klarheit halber und um Weitschweifigkeiten zu vermeiden, möglichst gemieden. Es möge dies, mit Ausnahme des Vorderhirns, in dem zweiten Theil dieser Arbeit folgen.

Heidelberg, Ende April 1898.

I.

Geschichtliches über die Kopfnerven.

In einer freilich etwas unklaren Weise giebt schon 1817 J. F. Meckel (60, pag. 668 und 787) seiner Ansicht Ausdruck von dem Zustandekommen der Cranialverven aus wahren Spinalnerven. Es erfolgt dies wenigstens für die hinteren Kopfnerven, aus mit einander nicht vereinigten vorderen und hinteren Wurzeln. Doch wird auch von einem Zerfallen ganzer Nerven gesprochen, wodurch die Auffassung unklar wird. Trotz der schon vorhandenen großen Litteratur über Kopfnerven, die sich zumeist nur auf die höheren, wenn nicht geradezu auf die höchsten Formen der Wirbelthiere bezog und gerade darum für die Entscheidung wichtiger phyletischer Gestaltungen des Kopfes und mit diesem auch der Kopfnerven nur einen ganz relativen Werth besitzen konnte, war in Bezug auf die Genese derselben bis 1871 kein Fortschritt erzielt worden. Da war

es bekanntlich Gegenbaur, der durch seine grundlegenden diesbezüglichen Werke (30, 31) zuerst den richtigen Weg anbahnte und dadurch die Grundlage für eine große Zahl von einschlägigen Arbeiten legte. Nach der Verzweigung der Kopfnerven der Selachier, speciell von Hexanchus, ihrem Verhalten zu anderen Theilen des Kopfes, erschloss er zum ersten Male, gestützt auf wissenschaftliche Grundlage, die bereits vor ihm vielfach angenommene, doch unrichtig verstandene Metamerie des Kopfes. Bezüglich der Hirnnerven gelangte er zu dem Resultate, dass dieselben einstens von Spinalnerven »nicht unterschieden waren« und von solchen abstammen (30, pag. 553 bis 554). Dabei wurde einer dorsalen Wurzel stets eine ventrale postulirt. Eine Ansicht Balfour's (3), nach welcher ursprünglich die Cranialnerven einheitlich sensomotorische gewesen wären und erst nachträglich, wie dies auch von den Rückenmarksnerven vorausgesetzt wurde, sich in sensorische und motorische getheilt hätten, wobei konsequenter Weise eine ventrale Verschiebung der motorischen Wurzeln angenommen werden musste, wurde selbst von Balfour bald als haltlos aufgegeben. Allmählich regte sich auch die histologische Forschung und da war es Rohon (77), der den Nachweis dafür erbrachte, und seine Angaben wurden später auch durch Goronowitsch (34) bestätigt, dass bei den Selachiern der Vagus, obgleich scheinbar bloße dorsale Wurzeln vorstellend, doch sowohl sensorische als auch motorische Ursprungsfasern in sich vereinigt. Ähnliches wies dann Goronowitsch auch für mehr rostralwärts gelegene Kopfnerven nach[1]. Gestützt auf seine ontogenetischen (95) und morphologischen (96) Beobachtungen, ausgeführt an Selachiern beziehungsweise Ganoiden, sind nach van Wijhe »die dorsalen Wurzeln nicht nur sensitiv, sondern innerviren auch die aus den

[1] Obgleich Goronowitsch sich auf die phyletische Entstehungsweise der Cranialnerven direkt nicht einlässt, so vertritt er für das definitive Verhalten derselben doch den folgenden Standpunkt: »Die morphologischen Kriterien der ausgebildeten Spinalnerven sind: 1) die dorsalen und ventralen Wurzeln haben verschiedene centrale Ursprungsstätten; 2) der Nerv entspringt mit zwei Wurzeln: einer feinfaserigen dorsalen und einer dickfaserigen ventralen; 3) der Nerv trägt ein Ganglion. . . . Dabei ist zu notiren, dass der Unterschied in der Dicke der Fasern in den dorsalen und ventralen Wurzeln kein sehr wesentlicher ist. Gerade bei den primitivsten Formen, bei den Selachiern, zeigen die dorsalen und ventralen Wurzeln wenig oder gar keinen Unterschied. Einen jeden Cranialnerven, welcher die so eben angegebenen Kriterien besitzt, sind wir gezwungen, als einen nach dem Typus der Spinalnerven gebauten Nerv aufzufassen« (34, pag. 470).

Seitenplatten, nicht aber die aus den Somiten stammenden Muskeln. Die ventralen Wurzeln sind motorisch, innerviren aber nur die Muskeln der Somite, nicht diejenigen der Seitenplatten « (95). Diese Nerven müssten sich dann an dem Rückenmark erst sekundär vereinigt haben. Dann hat VAN WIJHE (96) auch auf die Thatsache hingewiesen, dass ein ähnliches Verhalten bei dem Amphioxus zeitlebens sich erhält, wo ja bekanntermaßen die dorsale Wurzel sich mit der ventralen nie vereinigt und welchen Zustand auch Petromyzon mit dem Leptocardier theilt[1]. Zur Stütze seiner Ansicht hat dann VAN WIJHE auch den Umstand in Betracht gezogen, dass in die dorsalen Wurzeln des Rückenmarkes überhaupt auch Achsencylinder aus den Ganglienzellen des ventralen Gebietes hineingelangen, wie dies durch v. LENHOSSÉK (56) und S. RAMON Y CAJAL (78) festgestellt wurde. Vor zehn Jahren hat dann GEGENBAUR seine Voraussetzung der völligen Homodynamie der Kopfnerven mit Spinalnerven fallen lassen und nimmt in seiner bekannten kritischen Schrift (32) ein ursprünglich gleichmäßiges Verhalten für Kopf- und Spinalnerven an, von welchem aus dann nach beiden Richtungen hin die Differenzirung sui generis sich vollzog. Es wird von ihm also ein ursprünglich gleicher Zustand für diese Nerven ebenso vorausgesetzt, wie für die Visceralbogen und Rippen.

In dem eben Mitgetheilten glaube ich den momentanen allgemeinen Standpunkt über die Phylogenese der Cranialnerven vorgeführt zu haben und will nun auf die Auffassung der einzelnen Gruppen der Kopfnerven, so weit sie den metameren Cranialnerven zugehören, übergehen.

Von den metameren Kopfnerven schloss GEGENBAUR bereits in seiner Arbeit über die Kopfnerven von Hexanchus den Olfactorius und Oculomotorius als dem metameren Cranium fremdartige Bildungen aus. Den ersten Nerven der Trigeminusgruppe, den **Trigeminus**, deutete er zuerst (30) als einen aus zwei metameren Nerven entstandenen Komplex und betrachtete den dritten und den vierten Ast als die Nerven zweier Visceralbögen, nämlich des Kiefer- und Lippenknorpelbogens. Nachdem die Visceralbögen dem Cranium angehörende Bildungen sind, »und dass jeder derselben einem mit einem Wirbel homodynamen Abschnitt des Craniums entspricht«, meint er, »müssen im Trigeminus zwei mit einander verbundene

[1] Diese Ansicht theilt auch WIEDERSHEIM (93).

Nerven gesehen werden« (pag. 545). Den Ramus ophthalmicus (jetzt R. ophth. superficialis) homologisirte er mit dem Ramus dorsalis des Nervenkomplexes und den Ramus maxillaris superior zusammen mit dem Ramus maxillaris inferior mit dem ventralen Aste. Als centrale abgeschnürte Theile des Trigeminus gelten noch die Augenmuskelnerven, insbesondere der Oculomotorius und der Trochlearis. Später (31, pag. 287) meinte GEGENBAUR, dass der Trigeminus nur für den Fall zweier Spinalnerven homolog zu erachten sei, falls der Labialbogen den übrigen Visceralbogen homolog zu stellen wäre, sonst müsste auch dieser Nerv nur einem Spinalnerven gleichgestellt werden. An dieser Ansicht wird festgehalten (32, pag. 51) und nun betrachtet GEGENBAUR den Trigeminus als einen einheitlichen Spinalnerven und zwar als jenen des ersten Metamers. Bei dieser Auffassung war für ihn jener Umstand ausschlaggebend, »dass das Gebiet des Ramus maxillaris superior erst sekundär sich ausbildet (mit der Entfaltung des Palaltheiles des Palatoquadratknorpels), so, dass auch der bezügliche Nerv erst damit seine Ausbildung gewinnen kann und demnach als eine sekundäre Bildung gelten muss.«

Der erste Trigeminus tritt entweder durch eine selbständige Öffnung aus dem Cranium[1] oder durchsetzt gemeinsam mit den zwei anderen Trigeminusästen die Cranialwand[2].

Der hinter dem gemeinsamen Bündel der Rr. maxillares superior und inferior, doch nach ROHON (76) über diesem gelegene, bis an den sog. Lobus trigemini verfolgbare Ramus ophthalmicus besitzt aber auch zwei äußerlich gut wahrnehmbare, hinter einander gelegene Wurzeln, die sich jedoch alsbald und noch innerhalb des Craniums zu einem gemeinsamen Stamme vereinigen. Außerhalb der Schädelhöhle lagert der Ramus ophthalmicus über dem vorderen Trigeminusstamme »und beide bieten daselbst eine Anschwellung dar, welche das Ganglion Gasseri vorstellt«. Der R. max. inferior entspringt aus den vorderen Strängen der Oblongata.

An seiner früheren Auffassung, nach welcher der **Oculomotorius** kein selbständig metamerer Nerv sei, sondern als ein Theil der ventralen Wurzel dem Trigeminus angehöre, hält GEGENBAUR in so fern nicht mehr fest, als er die Zugehörigkeit zum Trigeminus für nicht erwiesen erachtet. Doch kann er ihn immerhin nicht als einen selbständigen metameren Nerven betrachten im Sinne MILNES MARSHALL's

[1] Galeus, Prionodon, Mustelus, Scyllium.

[2] Heptanchus, Hexanchus, Scymnus, Cestracion, Acanthias, Squatina.

und Spencer's (58), besonders da durch van Wijhe der Nachweis erbracht wurde, dass das Ganglion ciliare nicht dem Oculomotorius, wie dies jene zwei Forscher meinten, sondern dem Ramus ophthalmicus profundus trigemini angehört. Auch die Annahme van Wijhe's, dass der Oculomotorius die ventrale Portion vom metameren Nerven des ersten Segmentes sei, dessen dorsale Wurzel durch den Ramus ophthalmicus profundus trigemini dargestellt sein würde, hält Gegenbaur für unerwiesen. Für erwiesen hält er bloß, dass der Oculomotorius dem ersten Somite angehört und dass er mit dem Trigeminus nichts zu thun hat. Er sagt (32, pag. 49) »Die bisherigen Erfahrungen haben also am Oculomotorius keine Eigenschaften dargethan, die ihn als metameren Nerven erwiesen, wenn man von solchen jene Eigenschaften verlangt, wie sie den hinteren Kopfnerven zukommen. Alles was man zu Gunsten des Oculomotorius als einem metameren Nerven sagen kann, ist seine Zugehörigkeit zum ersten Somit, welches aber selbst wieder kein vollständiges Kopfmetamer vorstellt.« Außer Schwalbe, bei erwachsenen Selachiern (81), hat auch H. Schneider (100) bei Ganoiden ein etwas diffuses Ganglion für den Oculomotorius nachgewiesen und ist der Ansicht, dass sämmtliche drei Augenmuskelnerven selbständige metamere Nerven vorstellen.

Bezüglich des **Trochlearis** ist Gegenbaur, seine frühere Ansicht aufgebend, zu keiner bestimmten Ansicht gelangt, hielt er ja bereits in seiner Hexanchus-Arbeit die Zugehörigkeit zum Trigeminus noch für nicht abgemacht. Jene Ansicht M. Marshall's, dass der Trochlearis sich vom Oculomotorius abgezweigt hätte, weist er zurück, indem er des Weiteren darauf aufmerksam macht, dass diesem Nerven gerade so wenig, wie dem Oculomotorius ein selbständiges Ganglion zukommt und er außerdem auch zum zweiten Kopfsomite gehört. Hiergegen soll die Thatsache, dass dem Trochlearis bei Selachiern und Amphibien ein sensibler Ast zukommt, nicht in Betracht kommen können. Eher möchte Gegenbaur zu van Wijhe's Ansicht hinneigen, der den Trochlearis zur zweiten Portion des Trigeminus als ventrales Element rechnet, wenn nicht die Thatsache gegen eine solche Annahme spräche, dass der Trochlearis auch ontogenetisch stets dorsal aus dem Mittelhirn abgeht. Da es nachgewiesen wurde, dass der Abducens zum dritten Kopfsomit gehört, dem ventral der Hyoidbogen entspricht, so vertritt Gegenbaur die Zugehörigkeit des Abducens zum Trigeminus nicht mehr, doch möchte er wegen dem von Milnes Marshall und Spencer erbrachten Nachweises, dass

jener Nerv aus mehrfachen Wurzeln zusammengesetzt ist, noch nicht auf eine Polymerie desselben schließen. Wegen der Abgangsstelle kann er ihn auch nicht gleichwerthig mit dem Trochlearis erachten.

Nach den ontogenetischen Studien VAN WIJHE's (95) gehört der Oculomotorius, der entgegen den Beobachtungen MILNES MARSHALL's (59), ein ausschließlich motorischer Nerv sein soll, als ventrale Wurzel und der Ramus ophthalmicus des Trigeminus — den VAN WIJHE somit unter dem Namen Ophthalmicus profundus vom Trigeminus abtrennt, da er mit dem vorderen Reste des Trigeminus nur sekundär verschmolzen sein soll — als dorsale Wurzel, dem ersten Kopfsomite an und würden somit zusammen den ersten spinalen Kopfnerv darstellen. Hierbei wird, wie dies schon erwähnt wurde, angenommen, dass die spinalen Hirnnerven sich noch in jener Zeit zu solchen differenzirten, als die Vereinigung der dorsalen Wurzel mit der ventralen noch nicht erfolgt war, und somit noch phyletische Verhältnisse bestanden, wie sie sich bei Amphioxus und Petromyzonten zeitlebens erhalten. Als wichtig wegen der dorsalen Natur des ersten Trigeminusastes, wird ein nicht persistentes Ganglion ciliare[1] an diesem Nervenaste angeführt, der in der Anlage des supraorbitalen Schleimkanales endet. Dieses Ganglion soll einem echten Spinalganglion homodynam sein, wofür besonders jener Umstand beweiskräftig sein soll, dass er gerade an der Kreuzungsstelle des Ramus ophthalmicus mit seinem vermeintlichen ventralen Aste an dem Oculomotorius gelegen ist. Der aus diesem Ganglion entspringende, an die Epidermis angelagerte und mit ihr verschmolzene Nervenfaden — welcher bei den Selachiern sich später rückbildet, bei Knochenganoiden (Polypterus, Lepidosteus) aber zeitlebens persistirt — soll dann den Ramus dorsalis des als obere Nervenwurzel aufgefassten Ramus ophthalmicus darstellen.

Die zweite Portion des Trigeminus, oder des Trigeminus mit Ausschluss des Ramus ophthalmicus, gehört bereits als rein dorsaler Ast nach VAN WIJHE dem zweiten Kopfsegmente an; die ventrale spinale Wurzel hierzu ist der Trochlearis. Letztere Annahme wird damit motivirt, dass der Trochlearis den Musculus obliquus superior

---

[1] Mit diesem Ganglion will VAN WIJHE das echte, von SCHWALBE (81) bei erwachsenen Selachiern entdeckte Oculomotoriusganglion nicht verwechselt wissen. In weit entwickelten Embryonen fand VAN WIJHE aus letzterem Ganglion einen Nervenzweig abgehen, der die Arteria ophthalmica begleitet. Das Ganglion soll sympathischer Natur sein.

innervirt, welcher, wie dies VAN WIJHE nachwies, ein Produkt des zweiten Somites ist. Da ferner die Hauptmasse des Trigeminus die dorsale Wurzel des zweiten Segmentes ist, muss der auch zu demselben gehörige Trochlearis die ventrale Wurzel sein.

GORONOWITSCH (34) findet, dass bei dem Stör der Trigeminus sich aus zwei segmentalen Nerven konstruirt, von denen jeder mit einer dorsalen und mit einer ventralen Wurzel die Oblongata verlässt. Es wären hier somit dieselben Verhältnisse vorhanden, wie dies GEGENBAUR bei Hexanchus und später ROHON (76) und JACKSON und CLARKE (50) für andere Selachier beschrieben haben. Des Weiteren soll nach GORONOWITSCH bei dem Stör die dorsale Wurzel des ersten Trigeminus beträchtlich dicker sein und auch stärkere Fasern führen als die ventrale. Der Stamm des ersten Trigeminus legt sich ventromedial dem Stamme der zweiten Trigeminuswurzel an und so ziehen beide zu dem gemeinschaftlichen Austrittskanal. Vor letzterem vereinigen sich beide Äste des zweiten Trigeminus mit einander, ohne jedoch ihre motorischen und sensorischen Fasern mit einander zu vermischen, zu einem gemeinsamen Bündel. Dieses lagert ventrolateral im gemeinsamen Stamme. Zwischen dem Ganglion des zweiten Trigeminus und dem ventrolateral von ihm gelegenen Facialisganglion, wird durch einen feinen Faserstrang eine Verbindung hergestellt. Auch besteht eine solche Verbindung zwischen dem Facialisstamme und dem zweiten Trigeminus, etwas bevor ersterer sein Ganglion erreicht hätte[1]. Zwischen der ventralen und dorsalen Wurzel des ersten Trigeminus findet, bevor sie ihr Ganglion erreicht hätten, ein Faseraustausch statt, doch nie eine so vollständige Verschmelzung der beiden Wurzeln, wie bei dem zweiten Trigeminus. Bald nachher zweigt sich vom Stamme des ersten Trigeminus der Ramus maxillaris inferior ab, in welchem auch einzelne Ganglienzellen lagern. Nachher verschmelzen die beiden Wurzeln des ersten Trigeminus mit einander, um dann auf diese Weise in ihr vom Ganglion des zweiten Trigeminus getrenntes Ganglion zu gelangen.

Der zweite Trigeminus ist außerdem mit dem Facialis nahe am cerebralen Ursprunge zu einem Stamm verbunden.

In letzter Zeit untersuchte GORONOWITSCH (35) wohl am aus-

---

[1] Eine ähnliche Verbindung besteht auch bei Scyllium nach MARSHALL und SPENCER (58), doch lässt es GORONOWITSCH für unentschieden, ob es sich hier um Homologien handelt.

führlichsten unter allen Autoren den Trigeminus-Facialis-Komplex bei den Knochenfischen, doch leider suchte er zu diesem Zwecke eine Form aus, nämlich Lota, welche in der Oblongata, wenn auch nicht so hochgradige Koncentrationen einging wie die Cyprinoiden, so doch schon vielfache Zusammenschiebungen der einzelnen Kerne und Faserkomplexe erfahren hat, warum sie auch zur Ermittelung besonders der feineren Verhältnisse wenig geeignet ist. Hier entspringt der zweite Trigeminus »in derselben Querschnittsebene wie der Facialis r. dorsalis mit zwei Stämmen: einem dorsomedianen und einem ventrolateralen.« Der erste Trigeminus »entspringt ventral und proximal von den übrigen Nerven des Komplexes mit einem Stamme«. Sowohl letzteres Verhalten, als auch der enge Anschluss des Facialis an den Trigeminus, was, wie seit Stannius bekannt, bei den Teleostiern eine große Verbreitung besitzt, sowie der Umstand, dass der zweite Trigeminus in derselben Ebene wie der Facialis entspringt, können meiner Ansicht nach nur als ein höherer Koncentrationsgrad innerhalb der Oblongata aufgefasst werden[1].

Nach Stannius (82, pag. 22) kommen bei den Fischen dem Trigeminus fünf Wurzeln zu, von denen allerdings eine dem Facialis angehört und betrachtet Stannius die Fälle, wo die Wurzelzahl (sammt dem Facialis) sich auf drei reducirt, als Folge eines »engeren Zusammenrückens«.

Wegen seinem aparten Abgange aus der Oblongata kann das Verhalten des Facialis wohl bei allen Selachiern als höchst primär betrachtet werden. So fand Gegenbaur bei Hexanchus für diesen Nerven in Beziehung auf den Trigeminus und den Acusticus, ein gesondertes Verhalten. Dicht vor dem Acusticus verlässt der Facialis die Oblongata mit zwei Wurzeln, von denen die stärkere vor dem

---

[1] Die Verhältnisse des Trigeminusursprunges der Dipnoer sind im Vergleich zu denen der Selachier, Ganoiden und Teleostier in so fern als sekundär modificirt zu betrachten, als in Folge einer hochgradigen Koncentration, besonders innerhalb des Trigeminusgebietes der Oblongata, die beiden Trigemini — der erste und der zweite der übrigen Fische — an ihrem Abgange aus dem Gehirn mit einander verschmolzen sind, und zwar die obere Wurzel des ersten Trigeminus mit der oberen des zweiten, und die untere mit der unteren des zweiten Trigeminus. So giebt es nach den Beobachtungen von Burckhardt (12) und Pinkus (72) bei Protopterus eine starke laterale und eine schwächere ventrale Trigeminuswurzel, von denen nach Pinkus die laterale zum großen Theil, die ventrale fast ausschließlich grobe Fasern enthält. Hierin sind somit Verhältnisse gegeben, die bereits an die Amphibien anschließen, und darum hier für unsere Betrachtungen belanglos sind.

Acusticus austritt, die schwächere ihm vom Trigeminus zugetheilt wird. Die zwei Wurzeln verbinden sich vor einer noch innerhalb der Schädelhöhle gelegenen Anschwellung; doch giebt es noch eine andere Anschwellung an ihm, diese liegt dicht an der Austrittsstelle des Facialis, dort, wo der Ramus palatinus sich von ihm abzweigt. Gleich Stannius (82) hält auch Gegenbaur den Facialis der Fische für einen gemischten Nerven. Da ferner der Haupttheil dieses Nerven den Zungenbeinbogen versorgt, so kann er nach Gegenbaur als Nerv dieses Visceralbogens gelten. Der Umstand, dass der Facialis bei den Fischen allgemein als gemischter Nerv keinen dorsalen Ast, wie öfters der Glossopharyngeus oder Vagus, besitzt, ferner die Beziehungen seiner hinteren Wurzeln zum Acusticus, veranlassten Gegenbaur zu der Annahme, dass der Acusticus und Facialis zusammen einen einzigen metameren Nerven vorstellen: den Acustico-Facialis. Dabei unterscheidet sich diese Auffassung wesentlich von einer früheren, welche, von den Verhältnissen der Säugethiere ausgehend, zwar die Zusammengehörigkeit beider Nerven behauptet, den Facialis jedoch ausschließlich für den motorischen Theil des gemeinsamen Nerven ansieht, nach Gegenbaur aber der Acusticus nur einen Theil des Ramus dorsalis vorstellt, während ein Theil dieses Astes mit der motorischen Portion des Nervenmetamers den Facialis bildet. Es wäre nach ihm der Acusticus jener dorsale Theil des Nerven, der bei der successiven Ausbildung des Gehörorgans aus ursprünglichen Hautsinnesorganen sich vom übrigen Theil des Nerven sonderte (31, pag. 283).

Nach Stannius geht bei den Knochenfischen der Facialis »aus dem gangliösen Plexus, der am Vorderrande des Os petrosum gelegen ist« (82, pag. 60), hervor und gelangt dann entweder gemeinsam mit dem Trigeminus nach außen oder, wie dies der häufigere Fall ist, durch einen besonderen Knochenkanal.

Nach Goronowitsch (35) ist die Anlagerung der beiden Facialiswurzeln an den Trigeminus eine sehr enge. Bei Acipenser soll nach demselben Forscher (34) die dorsale Facialiswurzel feinere Fasern führen als die ventrale. Beide Wurzeln legen sich fest an einander und gelangen mit dem Trigeminus zum gemeinschaftlichen Austrittskanal.

Durch das Auffinden der einheitlichen Anlage des Acustico-Facialis durch Balfour (3, 4), sowie die Bestätigung dessen durch M. Marschall (59), wurde die durch Gegenbaur's tiefe Einsicht erkannte Zusammengehörigkeit dieser beiden Nerven noch evidenter.

Zwar wurde durch VAN WIJHE's ontogenetische Studien diese Zusammengehörigkeit beider Nerven nicht widerlegt, doch immerhin die Einmetamerigkeit in Zweifel gezogen, da der Ramus buccalis mit der Portio facialis, der zum Ramus ophthalmicus superficialis des Trigeminus sich begiebt und mit ihm sich verbindet, dem dritten Segmente, der Acusticus aber dem vierten angehören soll; allerdings konnte VAN WIJHE in dem Ramus ventralis des Facialis mit Sicherheit eine Doppelnatur nicht nachweisen. Zu der Annahme, dass der Acustico-Facialis aus zwei segmentalen Nerven hervorgehen musste, gab die Beobachtung VAN WIJHE die Veranlassung, dass ursprünglich zwei Somite mit der Anlage des Hyoidbogens zusammenhängen sollen, ferner der Umstand, dass der Facialis außer dem R. hyoideus noch jene zwei anderen Äste entsendet. Trägt diese Annahme auch einigermaßen den Stempel der Unsicherheit, so ist die Angabe VAN WIJHE's von großer Bedeutung, dass MILNES MARSHALL's Beobachtung, nach der die Verwachsung des Ramus buccalis des Facialis mit dem Ganglion Gasseri eine ursprüngliche sei, eine irrthümliche ist, denn diese erfolge erst sekundär[1]. Hierdurch werden die vielfachen Beziehungen beider Nerven des Trigeminus und Facialis zu einander in das richtige Licht gestellt.

Weiter bestätigt VAN WIJHE MARSHALL's frühere Beobachtung, wonach in Übereinstimmung mit der Entstehung des Musculus rectus externus aus dem dritten Myotome, der N. abducens gleichfalls aus diesem Segmente entstanden sei. Die ventrale Wurzel des vierten Myotoms soll fehlen.

Der Acustico-Facialiskomplex wäre somit nach VAN WIJHE so aufzufassen, dass der Facialis sammt dem Acusticus bloß dorsale Wurzeln zweier metamerer Nerven vorstellen würde und zwar der Ramus facialis den des dritten, und der übrige Theil des Facialis mit dem Acusticus jenen des vierten Segmentes. Hierbei wäre freilich zu berücksichtigen, dass nach diesem Autor jede dorsale Wurzel nicht bloß sensitiv ist, sondern auch die aus den Seitenplatten hervorgegangenen Muskeln innervirt, während die ventralen ausschließlich motorische Wurzeln, nur die Muskeln der Somite, nicht aber jene der Seitenplatten versorgen würden. Diese rein motorischen

[1] Wie ich gleich bemerken möchte, findet eigentlich eine wirkliche Verwachsung nie statt, sondern bloß eine sehr feste Aneinanderlagerung, wie dies bei erwachsenen Thieren gut zu beobachten ist und weiter unten erörtert werden soll.

ventralen Wurzeln wären ferner ausschließlich für das dritte Myotom im Abducens erhalten, während jener des vierten Myotoms sich rückgebildet hat.

Für die Entstehung des Acustico-Facialiscomplexes aus zwei metameren Nerven ist später auch BEARD (5) eingetreten und hält den Zusammenhang der beiden Nerven für etwas Sekundäres.

Gegen die Ansicht einer metamerischen Mehrwerthigkeit des Acustico-Facialiskomplexes hat GEGENBAUR später (32) Stellung genommen, denn es müsste an der ersten Facialisanlage eine Sonderung bestehen, was doch nicht der Fall ist, und ist der R. hyoideus anfänglich der einzige Ast des Nerven, dessen Doppelnatur nicht nachgewiesen wurde. Auch liegt kein Beweis dafür vor, dass die beiden dorsalen Äste des Facialis zwei R. dorsales vorstellen würden, es müsste denn sein, dass der Acusticus, wie VAN WIJHE meint, als zweiter dorsaler Ast gelte. »Aus diesen beiden dorsalen Ästen,« meint weiter GEGENBAUR, »folgert VAN WIJHE die Doppelnatur des betreffenden Kopfmetamers. Mir scheint, dass kein zwingender Grund dazu vorliegt. Mit mindestens demselben Rechte kann man von dem gänzlichen Fehlen einer Duplicität in der ventralen Region, die keine Spur eines doppelten Visceralbogens u. dergl. zeigt, auf die ursprüngliche Einheitlichkeit der Dorsalregion schließen, und von den beiden Rami dorsales den einen als etwas Sekundäres ansehen. Das ist nun in der That auch geboten, denn die erste gemeinsame Anlage für den Ramus buccalis und die Portio facialis des Ramus ophthalmicus superficialis tritt später auf, als die Anlage des Acusticus. Es besteht ja doch, wie VAN WIJHE zugeben wird, ein Stadium, in welchem nur der Acustico-facialis angelegt ist, und noch keine Verzweigung des Facialis. Daraus erwächst ein Grund, jenen zweiten Ramus dorsalis nicht als gleichwerthig mit dem Acusticus anzusehen« (32 pag. 56).

Die Verhältnisse des ersten Nerven der **Vagusgruppe**, des Glossopharyngeus, sind, wie dies GEGENBAUR bemerkt, leichter auf Spinalnerven beziehbar als dies bei dem Vagus möglich ist, und dies darum, weil der Glossopharyngeus sich nur an zwei Visceralbogen vertheilt, von denen dem einen er als Hauptstamm angehört. Außerdem tritt auch das Vorhandensein eines durch STANNIUS (82) entdeckten Ramus dorsalis deutlich für die Spinalnervennatur ein. »Durch dieses Verhalten stellt sich«, sagt GEGENBAUR, »der Glossopharyngeus als hauptsächlicher Nerv des ersten Kiemenbogens dar und tritt in allen seinen Beziehungen als homodynam mit einem Spinalnerven auf.

Daraus folgt, dass eben so wie sein ventraler vorzüglich zum ersten Kiemenbogen tretender Ast ein Metamer versorgt, der ganze Stamm für ein einem Wirbel homodynames Schädelsegment als Signatur erscheint« (31, pag. 280).

Nach VAN WIJHE gehört der Glossopharyngeus, da er der Nerv des dritten Visceralbogens, also des ersten Kiemenbogens ist, und dieser wieder ursprünglich mit den Wänden des fünften Somites zusammenhängt, dem fünften Kopfsegmente an. Obgleich des Weiteren dieser Nerv mit zwei Wurzeln (»Strängen«) aus der Oblongata entspringt, von denen die vordere etwas mehr dorsal liegt wie die hintere, so könnte letztere doch nicht die Bedeutung einer ventralen Wurzel besitzen und somit würde eine ventrale Wurzel dem Glossopharyngeus abgehen.

An seinem Ganglion lässt sich zwar eine Zweitheilung erkennen, ob diese jedoch auch perfekt wird, dies hat VAN WIJHE nicht festgestellt.

Den Vagus hat GEGENBAUR als einen Komplex von metameren Spinalnerven aufgefasst, deren Zahl jedoch mit der Kiemenzahl der Notidaniden nicht gleich sein kann, da schon bei ihnen eine Reduktion von Kiemenbogen eingetreten sei, welche Reduktion bei den pentanchen Selachiern noch weiter vorgeschritten ist. Diese schon damals gut begründete Annahme hat nun durch die von PRICE (74) aufgedeckten ontogenetischen Verhältnisse bei Myxine noch an Boden gewonnen, denn mögen wir die verschiedenen Kiemenreduktionen dieser Formen auffassen wie wir wollen, die Variabilität gelangt hierdurch doch zum Vorschein. Seine frühere Ansicht (30, 31), dass den dorsalen Vaguswurzeln auch ventrale entsprechen würden, ließ GEGENBAUR später (32) fallen und fasst seine sog. unteren Vaguswurzeln, die M. FÜRBRINGER (20) jetzt als spino-occipitale und ich (39) als postvagale Nerven bezeichnen, als dem Vagus nicht zugehörige auf. Seine Ansicht, dass in diesen motorischen Wurzeln »die Elemente des Hypoglossus der höheren Wirbelthiere« vorlägen (31, pag. 268), wurde, wie wir weiter unten noch sehen werden, durch M. FÜRBRINGER weiter ausgeführt, beziehungsweise richtiggestellt.

Wenn wir nun von diesen postvagalen motorischen Wurzeln absehen, so besteht nach GEGENBAUR der Vagus aus den branchialen Ästen, denen noch bei Hexanchus, ähnlich wie bei vielen Teleostiern, ein dorsales Ästchen angehört. Dann sind noch der Ramus intestinalis und der R. lateralis vorhanden. Die Entstehungsweise des

ersteren erklärt Gegenbaur aus dem Vorhandensein eines R. intestinalis an jedem Branchialaste auf die Weise, dass bei der Reduktion der Kiemenzahl »die Auskleidung des betreffenden Abschnittes der Athemhöhle nicht von der Reduktion betroffen werden konnte«, oder nur zu einem gewissen Grade, und »demzufolge können auch jenen Abschnitt versorgenden nicht der Rückbildung erliegen«. Hierdurch würde jener, die Darmwand versehende Abschnitt jedes Branchialnerven erhalten worden sein, um sich später mit den anderen homodynamen Ästen zu einem Komplex zu vereinigen. Der Ramus lateralis ist ein dorsaler Ast, ob jedoch einem einzigen Metamer entsprechender oder, was durch die Ausdehnung seines Verlaufes wahrscheinlicher ist, einem Multiplum, lässt Gegenbaur unentschieden.

Die Annahme, dass der Vagus aus mindestens sechs Segmenten zusammengesetzt ist, wird durch die Aufdeckung seiner ontogenetischen Verhältnisse durch Balfour (3), M. Marshall (59) und am ausführlichsten durch van Wijhe (95), so widersprechend dieselben jener Ansicht auch zu sein scheinen, nicht erschüttert. Wie Gegenbaur sehr richtig darauf hinweist, ist dieser specielle Fall ungemein lehrreich dafür, dass man, in Anbetracht des Vorhandenseins cänogenetischer Verhältnisse, von der Ontogenie nicht zu viel erwarten darf, denn obgleich durch die Auffindung der Somite des Kopfes die Metamerie des letzteren auch bestätigt wird, so ist die Zahl der Metameren dadurch doch nicht ermittelt worden. So weist die Ontogenie jüngerer Selachierformen bloß vier Metameren auf, wobei ja doch noch selbst bei anderen recenten Formen eine größere Zahl erhalten ist[1].

Der spinale Ganglienkomplex von Hexanchus liegt nach Gegenbaur nicht in der Cranialhöhle, sondern in der äußeren Hälfte des Vagusaustrittkanales und lagert die Anschwellung der ersten und stärksten Vaguswurzel, der nach Goronowitsch (34, pag. 474) der N. lateralis ist und dem Vagus gegenüber einen selbständigen Nerv vorstellt, sogar noch etwas weiter nach außen. Auch nach Stannius befindet sich dieser einheitliche oder abgetheilte Vagus-

[1] Hier liegt, wie in so vielen anderen Fällen, gleich der Beweis dafür vor, dass die Ontogenie nur mit Bezugnahme auf die vergleichende Anatomie erfolgreich betrieben werden kann, denn den Prüfstein für ontogenetische Thatsachen bildet eben die vergleichende Anatomie. So meint dies auch Gegenbaur. Es liegt darum von Seiten His' wohl nur ein Irrthum vor, wenn er meint, Gegenbaur ignorire die ontogenetischen Thatsachen, und »in seinen Augen wie in denen mancher Fachgenossen hat nur die phylogenetische Seite der Morphologie einen Sinn« (46, pag. 388).

ganglienkomplex bei allen von ihm untersuchten Knochenfischen sogleich nach dem Austreten des Vagus aus der Schädelhöhle und nimmt auch hier die erste stärkste Wurzelportion an dem Ganglion nicht Theil und »bildet auch keine äußerlich erkennbare gangliöse Anschwellung, obgleich, wie z. B. bei Belone, bei Silurus u. A. sie an ihr vorkommen kann«.

Einen dorsalen Schädelhöhlenast fand Stannius bei vielen Knochenfischen, doch vermisste er ihn bei anderen eben so wie bei Spinax und Raja. Da Stannius auch die Gattung Salmo zu jenen Knochenfischen rechnet, bei denen dieser dorsale Ast fehlen soll, thatsächlich aber vorkommt, so wäre es möglich, dass dieser Ast von ihm mehrfach übersehen worden ist.

Ontogenetisch tritt der Vagus nach van Wijhe »als ein unsegmentirter Auswuchs der Nervenleiste« auf, »welcher mit der Basis über dem sechsten bis neunten Somite am Gehirn befestigt ist, während seine mit der Basis parallele Wand die Außenseite des sechsten und theilweise des siebenten Somites kreuzt«. Erst in späteren Stadien erfolgt eine Segmentation an der Nervenanlage und der Vagus entspringt jetzt »nicht mehr mit einer langen Basis, sondern mit mehreren Wurzeln, deren Zahl schwerlich genau anzugeben ist«. Es wird also auch auf ontogenetischem Wege die Zahl der metameren Nerven, aus der sich der Vagus zusammensetzt, nicht ermittelt. Erst Goronowitsch (34) stellte diese Zahl bei Acipenser durch seine histologischen Forschungen auf 12—15 fest.

Wie schon angeführt, ist nach den histologischen Untersuchungen Rohon's (77) und Goronowitsch's (34) die Auffassung bezüglich des Vagus in so fern in eine neue Ära getreten, als diese Autoren es feststellten, dass der Vagus nicht nur sensorische, sondern auch motorische Fasern in sich führt; folglich ist er weder als dorsale noch als eine ventrale Nervenwurzel zu betrachten, sondern als eine bereits erfolgte Vereinigung von solchen. Hier setzt denn auch meine eigene Untersuchung (39) ein, die ich bereits erwähnt und deren Resultate ich noch weiter unten zu verwerthen suchen werde.

Die caudalsten Vagusbündel hat schon Stannius und auch Gegenbaur bei Hexanchus als einen solchen Theil beschrieben, deren einzelne Wurzeln weit nach hinten reichen. Rostralwärts ziehend konvergiren sie unter einander und vereinigen sich auf diese Weise dann zu einem Bündel, das sich dem übrigen Vagus anlegend, mit ihm gemeinsam die Schädelhöhle verlässt. Ob dieser Vagustheil an dem gemeinsamen Vagusganglion mitbetheiligt ist oder ein diesem

anlagerndes Ganglion besitzt, hierüber liegen meines Wissens keine Angaben vor. Rohon (76) fand bei einem Hexanchus die caudalsten Wurzeln dieses hintersten Vagusbündels bis in die Gegend des 3.—4. Wirbels reichend. Die Ebene, in welcher diese Wurzeln das Centralorgan verlassen, soll weder jene der Vaguswurzeln, noch die der hinteren Spinalnervenwurzeln sein, sondern mit jener zusammenfallen, in welcher der N. accessorius Willisii beim Menschen das Rückenmark verlässt. Rohon, der Ansicht Claus' folgend, nennt dieses hinterste Vagusbündel den N. accessorius. Tiefer begründet wurde diese Auffassung durch jenen Befund M. Fürbringer's, dass dieser caudalste Abschnitt des Vagus bei Hexanchus den Musculus trapezius versorgt. Darum nimmt Fürbringer auch weiter keinen Anstand, den Vagus der Fische als »Vago-accessorius« zu bezeichnen, der ein »primordialer Hirnnerv sei und mit Spinalnerven nichts zu thun hätte«. Der Umstand, »dass diese letzten ascendentalen Fascikel nicht wie bei den Amnioten so weit zwischen die dorsalen und ventralen Wurzeln der Spinalnerven hinabreichen, bildet keinen ernstlichen Gegenstand,« meint Fürbringer, »gegen die erwähnte Homologisirung, sondern findet darin seine Erklärung, dass bei den Selachiern der Process der rostralwärts gehenden Vorwärtsbewegung der spinalen Nervenelemente noch nicht so weit vorgeschritten ist wie bei den Amnioten« (20, pag. 374).

Die Grenze zwischen »spinalem« und »cerebralem« Schädel[1] setzt Froriep (28) an die Austrittsöffnung des Vago-accessorius und somit ist der Vagus vom Hyppoglossus als »echter Gehirnnerv« zu scheiden. Ersteren fasst Froriep als einen Komplex »segmentaler Visceralbogennerven« auf, »welcher nach Art dorsaler Wurzeln aus dem verlängerten Mark hervorgegangen« ist. Der Hypoglossus soll aber »durch Vereinigung einer Anzahl segmentaler Spinalnerven, welche aus je zwei Wurzeln, einer ventralen und einer dorsalen, durchaus als Spinalnerven sich bilden.« Es ist, wie ja konsequenter Weise hieraus folgen muss, auch die Zungenbeinmuskulatur ursprüng-

[1] Mit Recht hält His (46, pag. 401) eine Trennung des Hypoglossusgebietes vom Accessorius- und Vagusgebiet für künstlich, indem er sich auf den Umstand beruft, »wonach der Hypoglossuskern auf eine lange Strecke der motorischen Kerne von Accessorius, Vagus und selbst Glossopharyngeus parallel verläuft.« Denn ist auch dieses Verhalten schon mehr oder weniger ein durch die Zusammenschiebung erreichtes, so kann, wie dies neuere Untersuchungen zur Genüge beweisen, eine solche Grenze zwischen Hirn und Rückenmark eben so wenig gezogen werden wie zwischen occipitalem Cranium und Rückgrat.

lich Rumpfmuskulatur gewesen, was denn Froriep auch durch die Thatsache zu erhärten sucht, dass diese Muskulatur ontogenetisch aus einer von der vorderen Extremität nach vorn ziehenden Leiste der »Schulterzungenleiste« sich entwickelt. Der »Schlundbogen« sammt seiner Muskulatur gelangt zwischen der oberen und unteren Hälfte jener Rumpfwand, die dem Hypoglossusgebiet angehört, nach vorn. So erklärt sich denn jener bogenförmige Verlauf dieses Abschnittes[1]. Erwähnt sei hier noch, dass jenes bereits von C. Mayer (62) entdeckte Ganglion hypoglossi bei den Amnioten auch Froriep gesehen und deren Entwicklung beschrieben hat. Dieses Ganglion soll dorsalen Hypoglossuswurzeln angehören. Diese auf ontogenetischem Wege angedeutete Entwicklung des Hypoglossus erhielt dann in letzter Zeit durch die sehr ausführliche, in phyletischer Richtung geleitete Untersuchung Fürbringer's (20) eine abgerundete Form.

Die variirende Zahl der durch Gegenbaur (30) zuerst bei den

---

[1] Das Einbezogenwerden von Rumpfmetameren in das fertige Cranium, welches mit der primären Angliederung (postvagale Nerven mihi, occipitale Fürbringer) abschließt, fasst Froriep als einen solchen Vorgang auf, der bei der Ausbildung des segmentalen Craniums öfter zum Ausdruck gelangen musste. Dem gegenüber meint aber Gegenbaur (32, pag. 98), dass dieser Process mit der Ausbildung des Kopfes (wohl des metameren) gar nichts zu thun hätte, »denn dieser Körperabschnitt gewinnt seine Unterlage auf eine andere Art als der Rumpf. Die in der Bildung der Kiemenspalten und Kiemenbogen, sowie in dem Verhalten der echten Kopfsomite zur Muskulatur sich ausdrückende Eigenthümlichkeit verbietet die Annahme, dass Rumpfmetameren allmählich zu wirklichen Kopfmetameren wurden und dass auf diese Art ein vorderer Körpertheil als Kopf allmählich auf Kosten des Rumpfes sich ausgedehnt habe. Damit darf nicht jener sekundäre Metameren-Anschluss verwechselt werden, denn bei dem Auftreten des Vorganges ist bereits am primären Kopfe eine Reduktion vorhanden, und wir haben es nicht mehr mit einem seine ursprüngliche Metamerie besitzenden Kopfe zu thun. Die bereits eingetretene Reduktion des letzteren erscheint sogar als die Bedingung jener sekundären Anschlüsse.«

Dies wäre wohl so zu verstehen, dass der Kopf sich bereits ausgebildet habe, dass in den metameren Segmenten des chordalen Cranialabschnittes verschiedene Umbildungen, vom völligen Verschmelzen bis zur vollständigen Rückbildung, Platz gegriffen hätten und, dass der Kiemenapparat nicht nur zur vollen Geltung gelangte (die Kiemen wären nach Gegenbaur jüngere Gebilde als die Kopfsomite und deren Derivate, da ja vor dem Auftreten der Visceralbögen als solche eine gleichmäßige Segmentation des gesammten Körpers vorausging [s. l. c. pag. 100]), sondern selbst bis zu einem gewissen Grade modificirt ward, als die sogenannte sekundäre Angliederung auftrat. Der Ausfall einzelner Kopfmetameren mag zur weiteren Angliederung zum Theil Anlass gewesen sein, doch ist es fraglich, ob es der einzige Grund dafür sei, wie es Gegenbaur annimmt (l. c. pag. 94), da die allererste Angliederung an den prächordalen Kopf dieser Ursache entbehrte.

Selachiern unter dem Namen untere Vaguswurzeln aufgeführten, bereits von STANNIUS beschriebenen, durch FÜRBRINGER »spino-occipitale« genannten Nerven, wurde schon von GEGENBAUR (31) festgestellt und durch FÜRBRINGER's ausführliche Untersuchungen bestätigt. Solche Nerven finden sich bei Hexanchus 4—5, bei Scyllium 3, bei Acanthias 2 und bei Pristis 1. Sie verlassen bekanntlich durch je eine besondere Öffnung und somit einzeln das Cranium. Kommen mehrere solcher Nerven vor, so sind die vorderen stets die schwächeren. Wie dieses FÜRBRINGER feststellte, kann die Zahl dieser Nerven im jugendlichen Alter eine größere sein, oder wo nur einer sich vorfindet, wie bei Torpedo, dieser bei alten Individuen auch völlig schwinden. Bei Raja kam überhaupt kein solcher Nerv zur Beobachtung. FÜRBRINGER weist eben nach, »dass die successive Verminderung der Stärke und Zahl der occipitalen Nerven auf einer von vorn beginnenden Rückbildung derselben beruht« (l. c. pag. 361), was ihren höchsten Ausdruck in Torpedo und Raja findet. Diese Nerven waren ursprünglich echte Spinalnerven und folglich mussten ihnen auch dorsale Äste zukommen, die allerdings in Folge der hohen Entfaltung des R. lateralis, der N. glossopharyngeus und N. vagus sich rückbildeten[1]. Nur bei Hexanchus besitzt der letzte der »spino-occipitalen« Nerven noch einen feinen dorsalen Ast.

Eben mit der von vorn nach rückwärts schreitenden Tendenz der Rückbildung dieser Nerven hängt es zusammen, dass der hinterste unter ihnen der konstanteste ist. Dadurch, dass auch dieser letzte postvagale Nerv durch eine selbständige craniale Öffnung nach außen gelangt, ist eine gewisse Abgrenzung dem ersten spinalen Nerven gegenüber zwar möglich, doch wird diese Abgrenzung in Fällen, wo die Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule eine undeutliche ist, und wo, wie bei den Notidaniden, noch ein dorsaler Ast am letzten dieser Nerven vorkommt und wo Assimilirungen von

[1] Für diese meiner Meinung nach auch so für sich ganz begründete Annahme sprechen außerdem, wie FÜRBRINGER anführt, noch die ontogenetischen Beobachtungen OSTROUMOFF's (69), DOHRN's (14) und C. K. HOFFMANN's (49), von denen der Erste bei Pristiurus-Embryonen zwei Ganglien für die beiden letzten Postvagalnerven beobachtete, die sich später rückbilden. Dies bestätigt DOHRN für mehrere Haie und sogar für Torpedo. HOFFMANN endlich beobachtete bei Acanthias-Embryonen sogar drei solcher, diesen Nerven zugehöriger Ganglien, von denen sich die beiden ersteren rückbilden, das letzte jedoch mit dem ersten Spinalganglion verschmelzen soll. Bei älteren Acanthias- und Mustelus-Embryonen konnte denn auch FÜRBRINGER die Existenz des letzten Ganglions feststellen, doch möchte er hier eher an ein cänogenetisches Verhalten denken.

Wirbeln zur Beobachtung gelangen, mit Schwierigkeiten verbunden sein. So ist es denn bei den Notidaniden, dann bei Carcharias, Mustelus und den Holocephalen.

Wie es bei solchen, noch in vollem Gange sich befindenden Einbeziehungen ursprünglich fremder Segmente nicht überrascht, so können »Abschnitte des Schädels, die ursprünglich dem Palaeocranium aus der Wirbelsäule zuertheilt wurden (Neocranium), sekundär wieder eine Abgliederung von diesem zu Gunsten der beweglichen Wirbelsäule eingehen« (pag. 364). So einen Fall beobachtete denn Fürbringer bei Hexanchus, wo ja dieser Process der Einverleibung so zu sagen im Beginn ist und somit atavistische Verhältnisse auch eher eintreten können. Bei einem jungen Exemplar dieses Haies waren fünf postvagale Nerven vorhanden, von denen der letzte den dorsalen Ast besaß. Alle fünf Nerven waren cranial, d. h. verließen den Schädel durch in diesem sich befindenden Öffnungen. Bei einem älteren Individuum fehlte der erste Postvagalnerv, doch traten die vier letzten wie zuvor aus dem Cranium nach außen, wovon der dorsale Ast des letzten aber in so fern eine Ausnahme bildete, als er »durch ein auf den Schädel folgendes, theilweise von ihm abgegliedertes Intercalare« (pag. 364) nach außen gelangte. Hierdurch wird der Rosenberg'schen (97) Annahme — in welchem Sinne sich schon früher Gegenbaur (31) äußerte —, nach der die hintere Grenze des Selachiercraniums eine veränderliche ist und durch Zuziehung neuer Wirbelsegmente sich nach hinten ausdehnen kann und welche Annahme auch Froriep (27) vertritt, eine neue, sehr belangreiche Stütze zugefügt. Noch weitere Stützen werden hierfür auch durch die Aufdeckung der Verhältnisse der Holocephalen aufgezählt, auf deren Wiedergabe aber hier verzichtet werden muss.

Hier möchte ich noch anführen, dass Fürbringer durch den Process der Vorwärtsschiebung der Postvagalnerven und der damit verbundenen Rückbildung der ersten derselben, auch eine »bemerkenswerthe Umwandlung des Vorderendes der ventromedialen Zellsäule« des Markes vermuthet.

Nachdem die »occipito-spinalen Nerven« die Schädelhöhle verlassen, ziehen sie etwas nach hinten und gehen, wie dieses durch Jackson und Clarke und später durch Onódi beschrieben ward, mit den ersten der Spinalnerven eine »Plexusbildung« ein. An diesem Plexus betheiligt sich aber auch stets ein Vagusast. Die Zahl der Spinalnerven kann bei der Betheiligung eine sehr verschiedene sein und selbst bei einer und derselben Art kann sich nach Fürbringer ein

Spinalnerv mehr oder weniger daran betheiligen. Bei den Haien treten die drei ersten Spinalnerven an diesen Plexus heran, doch steigt ihre Zahl bei Prionodon und Odontaspis sogar auf acht bis neun. Geringer ist ihre Zahl bei alten Formen, größer bei den jüngeren, um endlich bei den Rochen sich sogar auf zwölf (u. A. bei Torpedo) zu erheben[1]. Später theilt sich dieser Plexus und sein hinterer Theil hilft den Plexus brachialis bilden, während der uns interessirende vordere Theil zwischen Schultergürtel und Kiemenskelet im Bogen ventrorostralwärts »zu der hypobranchialen spinalen Muskulatur des Visceralskelets (Mm. coracoarcuales) verläuft« und tief in dieser gelegen, bis zu ihrem vorderen Ende gelangt. Dieser Plexus, überwiegend motorischer Natur, versorgt »zuerst die epibranchiale, dann die hypobranchiale spinale Muskulatur und in geringer Ausdehnung die vor und in dem Bereiche des Coracoids befindliche Haut (Plexus cervicalis)[2]«.

Bei den Holocephalen setzt sich das Cranium von dem »durch Verschmelzung gebildeten Anfangskomplex der Wirbelsäule scharf und deutlich durch ein gut ausgebildetes Gelenk ab«. Postvagale Nerven, die nach Art der Haie von nach hinten zunehmender Dicke sind, giebt es vier bis fünf. »Die genauere Betrachtung zeigt indessen, dass gerade die zwei bis drei letzten Nerven mit ihrem sehr breiten, aus vielen Wurzeln bestehendem Ursprunge von der Medulla, sowie mit ihrer peripherischen Verbreitung, welche den ersten von ihnen zu einem erheblichen Theil, den resp. die letzten aber ganz in den Plexus brachialis eingehen lässt, beträchtlich von den occipitalen der Selachier abweichen« (pag. 367). Darum erblickt Fürbringer nur in den beiden ersten dieser Nerven mit den Postvagalnerven der Selachier homologe Nerven, während die zwei oder drei letzten »als dem Cranium erst sekundär einverleibt« zu betrachten wären. Jene sind die »occipitalen« Nerven (primäre Angliederung), diese die »occipito-spinalen« (sekundäre Angliederung) und beide zusammen die »spino-occipitalen« im weiteren Sinne. Die »occipito-spinalen« Nerven sind bei den Haien noch rein spinale Nerven (pag. 441).

Bei den Amphibien schwinden durch Rückbildung völlig die »occipitalen« Nerven, denn nur bei Cryptobranchus japonicus wurde

[1] Ich möchte hier bemerken, dass in Anbetracht dieser Zustände und in Anbetracht der Vorwärtsschiebung in der Occipitalgegend auch eine »Vorwärtsschiebung« an dem vorderen, etwa bis zum 12. Spinalnerven reichenden Marktheil anzunehmen wäre. Jedenfalls ist hier an eine Korrelation zu denken.

[2] l. c. pag. 441.

einer derselben einmal, was gleichbedeutend mit einem individuellen Vorkommen wäre, beobachtet und sind auch bei den Sauropsiden völlig verschwunden, doch lassen sie sich zum Theil wenigstens bei den Reptilien, nicht aber bei den Vögeln, ontogenetisch nachweisen.

Der dreiwurzelige Hypoglossus der Sauropsiden entspricht dann den drei »occipito-spinalen« Nerven der Anamnier, doch unterscheidet er sich dadurch von jenem des Menschen, dass von den »occipito-spinalen« Nerven aus auch Zweige zur Rumpfmuskulatur gelangen. Somit entspricht also der »menschliche« Hypoglossus »nur demjenigen Theil des sauropsiden Nerven, welcher zu der ventralen Längsmuskulatur, speciell der Zungenmuskulatur geht«. Der sensorische Theil des Säugethier-Hypoglossus entsteht aus den dorsalen Ästen der zwei letzten »occipito-spinalen« Nerven, denn der erste unter diesen verliert diesen Bestandtheil.

Der Hypoglossus der Säugethiere entsteht nach FÜRBRINGER phyletisch aus den »occipito-spinalen Nerven[1], wobei die Vorwärtsschiebung der früheren hypobranchialen Muskulatur und deren theilweiser Umwandlung zur Zungenmuskulatur in erster Linie zu würdigen ist.

Mir scheint, dass der Nachweis dafür, dass der Hypoglossus der Sauropsiden ausschließlich von den Nerven der sekundären Angliederung oder den »occipito-spinalen« entstanden sei, durch FÜRBRINGER doch nicht erbracht worden sei und ich kann diesbezüglich nicht umhin, meine Bedenken darüber auszusprechen. Es handelt sich hier nur darum, ob die Rückbildung der primären Angliederung, wie es hauptsächlich bei den Selachiern zum deutlichen Ausdruck gelangt, also der »occipitalen« Nerven oder wie ich sie nannte der postvagalen sich bei den Sauropsiden gänzlich vollzogen hat und somit der »Hypoglossus« aus den Nerven der sekundären Angliederung oder der »occipito-spinalen« hervorgegangen ist. Ich möchte hier darauf hinweisen, dass bei Protopterus nach FÜRBRINGER eine »rein durchgeführte Trennung zwischen Plexus cervicalis und brachialis« erfolgt ist und auch bei Ceratodus nur ein ganz feiner Nerv die Verbindung zwischen beiden Geflechten vermittelt (pag. 476). Dieser Plexus cervicalis wird aber ausschließlich von drei »occipi-

[1] Besser wäre es freilich, sie der Deutlichkeit halber als primäre occipitale Nerven und die »occipito-spinalen« als sekundäre occipitale zu bezeichnen.

talen« Nerven gebildet, während die drei »occipito-spinalen« Nerven den Plexus brachialis bilden helfen. Das erste Geflecht versorgt »zum weitaus überwiegenden Theile die hypobranchiale spinale Muskulatur«, der Plexus brachialis betheiligt sich an der Innervirung »der vorderen Extremität.« Also es versorgen hier die Nerven der primären Angliederung ganz andere Muskelkomplexe, als die der sekundären. Nach Fürbringer gelangt »in dieser Selbständigkeit beider Plexus bei den Dipnoern eine Entwicklungsrichtung zum Ausdruck«, »welche sich bei den Amphibien und in höherer Entwicklung bei den Amnioten wiederfindet«. Nun soll aber bei den Amphibien ziemlich durchgehend die primäre Angliederung eben so geschwunden sein, wie bei den Sauropsiden und der Plexus cervicalis letzterer, der nun von dem Plexus branchialis vollständig unabhängig geworden ist, soll bei den Sauropsiden nur von den drei Nerven der sekundären Angliederung, den »occipito-spinalen«, gebildet sein. Ist dem aber so, dann kann der Plexus cervicalis der Sauropsiden mit dem gleichnamigen Geflecht der Dipnoer unmöglich homolog sein. Aber auch mit der Homologie der betreffenden hypobranchialen Muskulatur stände es dann schief.

Mir scheint es aber, dass die Sache doch nicht so schlimm steht wie sie aussieht, sobald wir nur in Betracht ziehen, dass bei den Reptilien der Beweis dafür, dass alle »occipitalen« Nerven geschwunden wären, nicht erbracht ist[1]. Es ist allerdings der Schwund eines oder einiger »occipitaler« Nerven ontogenetisch nachgewiesen worden, doch wie gesagt, war es immer nur einer oder wenige, von denen man mit Bestimmtheit die Reduktion behaupten konnte, und es wäre darum immerhin möglich, dass in dem Hypoglossus der Sauropsiden auch noch ein guter Theil »occipitaler« Nerven mitenthalten wäre. Dann sieht es freilich mit der Homologisirung des Plexus cervicalis der Sauropsiden und jenem der Dipnoer anders aus. Doch immerhin wäre auch dann noch die völlige Trennung der beiden Plexus von einander bei den Dipnoern völlig unabhängig von jenem Process der Sauropsiden erfolgt, was schon daraus hervorgeht, dass bei den letzteren in den Plexus cervicalis auch »occipito-spinale« Nerven eingezogen wurden.

Es ist dies wohl die bessere Erklärung für die Sache, da es

---

[1] Ganz anders steht die Sache freilich bei den Amphibien, wo der völlige oder doch beinahe völlige Schwund der primären Angliederung aber zuzugeben ist.

doch zu gewagt erscheint, dass nach dieser Differenzirung bei den Dipnoern dann die Verhältnisse der Sauropsiden sich derart gestaltet hätten, dass »occipito-spinale« Nerven sich vom Plexus brachialis getrennt und dem Plexus cervicalis sekundär angeschoben hätten. Eher wären darum die Verhältnisse der Sauropsiden — selbstverständlich mit zahlreichen Übergängen — aus denen der Notidaniden abzuleiten. Bei den Notidaniden ist aus dem gemeinsamen Plexus noch eine Gruppirung nach dieser oder jener Richtung gut denkbar, aus den Verhältnissen der Dipnoer aber nicht recht möglich mehr. Denn es werden durch die Trennung der beiden Geflechte wohl schon periphere netzartige Übergriffe aus einem in das andere Geflecht, welche eine Substituirung homodynamer Leitungsbahnen zwischen Centrum und Endgebiet ermöglichen, getrennt worden sein.

Ein anderer Punkt, den ich hier berühren möchte, bezieht sich auf die Verhältnisse der Teleostier. Es sind diese eine große Gruppe abgezweigter Formen und ich möchte darum dieselben bei der Betrachtung der Phylogenese des »Hypoglossus« eben so wenig direkt berücksichtigt wissen, wie die Holocephalen. Es handelt sich hier also nicht um eine, durch die Verhältnisse der Teleostier zu beanstandende Auseinandersetzung, der schon durch die Ausführlichkeit der FÜRBRINGER'schen Arbeit gut begründeten phyletischen Hypoglossusentwicklung — was gleichbedeutend auch mit der Geschichte der Occipitalgegend ist — als vielmehr um die Klärung einer die Knochenfische berührenden Frage. Bietet schon die Occipitalgegend der Ganoiden heute noch eine gewisse Unsicherheit in der Deutung der einbezogenen metameren Einheiten, so ist dies für die Teleostier, besonders aber für die Cyprinoiden unter ihnen, eine noch größere. Von diesem Gesichtspunkte aus wird die Deutung der Nerven der Occipitalgegend darum auch mit einigen Schwierigkeiten zu kämpfen haben, denn besitzen wir in den verschiedenen auf das Cranium sich beziehenden Arbeiten SAGEMEHL's auch eine Basis für die Deutung, so ist diese noch nicht hinreichend genug, um mit der wünschenswerthen Sicherheit über das Vorhandensein oder Fehlen »occipitaler« Nerveneinheiten entscheiden zu können. Vielleicht würde die ontogenetische Erforschung der Occipitalgegend der Salmoniden hier eine Lücke ausfüllen.

Die Verhältnisse der Occipitalregion der Teleostier leitet FÜRBRINGER ganz richtig aus jener der Ganoiden ab, wobei die auch sonst so vielfachen Übergänge zwischen jenen und diesen aufweisende Amia vermittelt.

Der von dem Cranium nicht abgegliederte occipitale Theil der Wirbelsäule erinnert noch deutlich an die Selachier. Die »Occipitalnerven«, von denen bei jugendlichen Stören auch drei beobachtet wurden, bei älteren Exemplaren eben so wie bei Polyodon aber nur zwei vorkommen, entbehren durchgehends der dorsalen Wurzeln. Sie sind stets sehr schwach und nehmen an Stärke von hinten nach vorn zu ab. Lepidosteus und Amia besitzen nur noch den letzten »Occipitalnerven«. Sowohl durch diese Verhältnisse als besonders durch die von Sewertzoff aufgedeckten ontogenetischen Processe, wird für die Ganoiden eine große Rückbildung in der Region dieser Nerven evident.

»Occipito-spinale« Nerven giebt es drei, von denen die zwei letzten auch dorsale Äste besitzen und dadurch sich echten Spinalnerven anreihen.

An dem Plexus cervicalis betheiligen sich bei Acipenser und Polyodon die beiden »occipitalen« und der erste »occipito-spinale« Nerv, bei Polypterus und Lepidosteus der einzige »occipitale« und der erste »occipito-spinale«. Bei Amia ist die Vorwärtsschiebung der sekundären Angliederung eine größere, was sich in der Betheiligung der drei ersten »occipito-spinalen« Nerven an diesem Plexus ausspricht. Eine scharfe Trennung der beiden Plexus findet noch nicht statt.

Die Verhältnisse, wie sie Amia aufweist, führen nun zu jenen der Knochenfische hinüber, doch soll, »so weit Untersuchungen vorliegen« und besonders unter Berücksichtigung Sagemehl's craniologischen Untersuchungen, nach Fürbringer, der bereits bei Amia sehr reducirte einzige »occipitale« Nerv sich »völlig rückgebildet« haben, »so dass die ersten auf den Vagus folgenden Nerven occipitospinaler Natur sind« (pag. 262). Aber auch von letzteren soll der erste Nerv bereits fehlen und somit soll selbst bei den am tiefsten stehenden Teleostiern, wie es Esociden, Salmoniden und Clupeiden sind, der auf den Vagus folgende Nerv, welcher zwischen Schädel und dem Occipitalbogen nach außen gelangt, das »Homologon des zweiten occipito-spinalen Nerven von Amia sein« (pag. 465). Auf diesen folgt dann der dritte »occipito-spinale« Nerv von Amia, mit dem diese Nerven auch abschließen würden. Diese beiden »occipitospinalen« Nerven können bei guter Ausbildung der beiden ihnen entsprechenden Occipitalbogen getrennt, im Falle der Rückbildung des ersten Bogens gemeinsam mit einander den Schädel verlassen.

Bei Salmo würden also die beiden »occipito-spinalen« Nerven

getrennt von einander nach außen gelangen, um dann sich mit dem ersten Spinalnerven zu einem Plexus cervicalis, der hier jedoch ein einheitlicher Ramus ist, zu vereinen. Bei den Cyprinoiden wäre der zweite »occipito-spinale« Nerv geschwunden und bloß der erste vereinigte sich außerhalb des Schädels mit dem ersten Spinalnerven zum Ramus cervicalis.

Nach meiner eigenen Untersuchung (39), die gleichzeitig mit jener FÜRBRINGER's erschien, aber in Folge sehr engen Gebietes, das sich auf wenige Teleostier erstreckt, bezüglich der Phylogenie des Hypoglossus nicht maßgebend sein kann, doch bezüglich des Thatsächlichen immerhin einen Beitrag zur Anatomie der Occipitalnerven der Teleostier bildet, sind die Verhältnisse für die wenigen beobachteten Formen folgende. Es giebt zwei typische Fälle bezüglich des Verhaltens des von mir für das Homologon der Postvagalnerven der Selachier (oder FÜRBRINGER's occipito-spinalen Nerven) gehaltenen, einheitlichen Nervenkomplexes. Bei Salmo entspringt dieser »Postvagalnerv« mit zwei ventralen Wurzeln, die nach ihrer Vereinigung einen einheitlichen Stamm bilden. Diese Vereinigung erfolgt (bei Salmo fario und irideus) noch intercranial und der Stamm gelangt durch die bekannte Öffnung nach außen. Er bildet mit dem ersten und zweiten Spinalnerven einen gemeinsamen Stamm (Ramus cervicalis FÜRBRINGER's). Dieser verliert sich in der Muskulatur der Brustflosse. Die eigentliche Hypoglossusgegend wird von einem Vagusast versorgt, »der, von dem Ramus intestinalis N. vagi sich abzweigend, unterhalb (ventralwärts) und hinter der Kieme die Schlundwand durchsetzt und sich in der hinteren seitlichen Schlundwand verästelt« (pag. 53). Die Verhältnisse bei Esox sind diesen ähnlich und auch bei Esox kommt keine gangliöse Verdickung an dem Postvagalnerven vor. Bei Anguilla besitzt außer den zwei ventralen Wurzeln der Postvagalnerv noch eine feine dorsale Wurzel »und an der Stelle, an welcher sich die drei Wurzeln treffen, befindet sich ein Ganglion, von dem dann der eigentliche Nerv abgeht«. Diesen Nerven könnte man aber »dem einfachen Postvagalnerven, wie er bei Esox und Salmo vorkommt, nicht mehr direkt gleichstellen, denn er fasst jenen bloß in sich«. Letzteres folgerte ich aus dem Verhalten bei den Cyprinoiden, insbesondere bei dem Karpfen. Für diese wies ich nach, dass der WEBER'sche Accessorius zwar zum größten Theil von Postvagalnerven der Salmoniden gebildet wird, doch durch seine Vorwärtsschiebung demselben auch eine dorsale Vaguspartie sich angelegt hat, von der eben das Ganglion des

Weber'schen Accessorius herrührt (des Näheren verweise ich auf die Originalarbeit). Der so entstandene Stamm bildet extracranial mit dem ersten Spinalnerven den, wie ich ihn jetzt nennen möchte, Ramus cervicalis, vorher einen Ast abgebend, der den »vagalen Hypoglossusast« darstellt, da ein solcher bei Cyprinus vom Vagus aus nicht abgeht.

Bezüglich des Thatsächlichen habe ich somit an meinen früheren Angaben weder etwas zu ändern noch etwas zu widerrufen und nur bezüglich der Auffassung möchte ich nach den Fürbringer'schen, überzeugenden und auf ein reiches Beobachtungsmaterial gegründeten Auseinandersetzungen meinen derzeitigen Standpunkt klarstellen. Durch den von Sagemehl (87) geführten Nachweis, dass mit dem Primordialcranium sowohl bei Amia als auch den Knochenfischen »noch mehrere Wirbel sammt den zu ihnen gehörigen Nerven verschmolzen sind« und die Beobachtung Fürbringer's, dass bei Amia nur noch ein Nerv der primären Angliederung in sehr reducirtem Stadium erhalten ist, ist erwiesen, dass bei den Knochenfischen gleich ihren ganoiden Ahnen, große Reduktionen im Bereiche der primären Angliederung stattgefunden haben und es wäre darum auch schon a priori wahrscheinlich, dass diese Reduktion bei den Teleostiern noch weiter ging; für solche Formen, wie die Cyprinoiden sind, bedarf es hierfür auch keines weiteren Nachweises. Ob jedoch bei älteren Formen der Teleostier, zu denen ja auch die Salmoniden zu rechnen wären, schon jede Spur der primären Angliederung geschwunden sei, dafür scheint mir der Nachweis einstweilen nicht erbracht zu sein.

Was die phyletische Entstehung des Hypoglossus betrifft, so sind die trefflichen Ausführungen Fürbringer's beweiskräftig und ich möchte bloß darauf hinweisen, dass bekanntlich bei Selachiern und vielen Knochenfischen an dem Plexus resp. Ramus cervicalis auch ein Vagusast sich betheiligt, weiter aufwärts aber, so weit ich es aus der Litteratur ersehe, dieser Vagusast nicht mehr zur Beobachtung gelangt ist. Fürbringer meint, dieser Vagusast zweige sich später in Form zweier Muskeläste aus dem Plexus resp. Ramus cervicalis der Selachier resp. Teleostier ab. Nach meinen Beobachtungen (39) an Salmo und Cyprinus begiebt sich aber dieser Ast, fast unter der Munddarmschleimhaut gelegen, bis nach vorn, etwa bis zur hintersten Copula und er würde somit den Ramus cervicalis entlang seines ganzen Verlaufes von innen begleiten. Dies ist der Grund, warum ich ihn den »hypobranchialen Ast des Vagus« nannte. Dass aus diesem Vagusast der Hypoglossus der Amnioten hervor-

geht, habe ich zwar nicht behauptet, bloß Zweifel darüber gehegt, dass die beiden ersten Spinalnerven und der Postvagalnerv der Fische mit dem Hypoglossus jener Formen eine Beziehung hätten. Diese Ansicht ist nun freilich unhaltbar. Immerhin möchte ich aber die Frage stellen, ob jener Pharyngealast des Vagus der Knorpel- und Knochenfische nicht doch später in den Ramus cervicalis einbezogen wird und zum Schlusse der Vagus doch eine gewisse geringe Betheiligung hat an dem Aufbau des Hypoglossus der Amnioten. Es würden, wie mir scheint, histologische Untersuchungen diese Frage entscheiden können.

II.

Das chordale Hirn oder Epencephalon und der Ursprung der metameren Nerven.

Von dem eben geschlossenen Hirnrohr eines fünfundvierzig Stunden alten Stör-Embryos sagt v. KUPFFER (52 pag. 6): »Das Hirnrohr erscheint leicht gekrümmt, aber nur im Maße der sphärischen Krümmung des Eies überhaupt. Drei Abtheilungen lassen sich nicht irgend bestimmt gegen einander abgrenzen, wohl aber bedingt eine dorsalwärts gerichtete scharfe Einknickung der ventralen Wand des Rohres eine Sonderung in zwei Abtheilungen, die vordere und hintere, von welchen die vordere die kleinere ist. Es überwiegt zunächst das Wachsthum der ventralen Hirnwand, so dass das Material zur Bildung einer hohen Falte ausreicht, die ich als ventrale Hirnfalte (Plica encephali ventralis) bezeichnen werde. Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, dass die über dem Scheitel der Falte liegende Enge, durch welche vordere und hintere Abtheilung mit einander kommuniciren, dem Mittelhirn zukommt, aber eine als Mittelhirn zu begrenzende Abtheilung ist eben noch nicht ausgeprägt.« An der Hirndecke zeigt sich vor einer leichten Einkerbung die erste Anlage der Epiphyse und »damit ist dann bereits in der dorsalen Mittellinie die ungefähre Grenze zwischen Vorder- und Mittelhirn schwach angedeutet[1]«. Das vordere Chordaende reicht in diesem Stadium

[1] Der Auffassung GOETTE's (33, pag. 280, 281) gegenüber, nach welcher die Zweitheilung des Hirnrohres in Folge einer Knickung geschehe, weist v. KUPFFER mit Recht darauf hin, dass diesem Vorgange das Auftreten der Plica encephali ventralis voranginge und durch das spätere Auftreten der dorsalen Hirnfalte die Zweitheilung vervollkommnet würde, dass somit letztere nicht die Folge der Krümmung sein könne.

noch nicht bis an die Plica encephali ventralis, dies erfolgt erst bei 57 Stunden alten Embryonen. Unter der Plica liegt die unpaare mittlere Verbindung zwischen den prämandibularen Kopfhöhlen in Form einer kurzen Röhre.

Wir hätten somit hier ein Stadium der Hirnentwicklung vor uns, in dem das Hirnrohr in eine vordere und hintere Hälfte abgetheilt ist. Bekanntlich erfolgt später bei allen Gnathostomen die Abgliederung der vorderen Hälfte in das Mittelhirn und primäres Vorderhirn (Vorhirn v. Kupffer's) und noch später die Abgliederung des letzteren in die paarigen sekundären Vorderhirne und in das Zwischenhirn. Demgegenüber bleibt die hintere Hälfte des zweigetheilten Hirnrohres stets ungegliedert, wenngleich nach den Verhältnissen bei den Amnioten eine Abgliederung in Hinter- und Nachhirn anzunehmen üblich ist, und nur am Dache erfolgt, wie dies für die Knochenfische Schaper (86) gezeigt hat, aus ursprünglich bilateral angelegten paarigen Anlagen die Bildung des Kleinhirns.

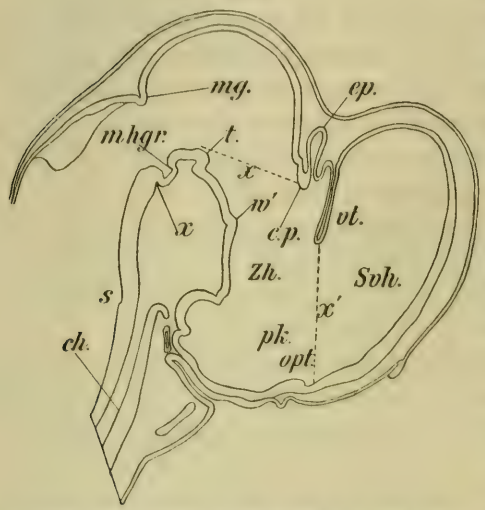
An der inneren Seite des Hirnbodens fand Burckhardt (11) an jener Stelle, die beiläufig dem höchsten Punkte der Plica encephali ventralis entspricht, eine kleine aber sehr charakteristische Querfurche, die schon bei 9 mm langen Axolotl-Larven zu erkennen ist. Sie verlischt nie, sondern erhält sich auch bei dem erwachsenen Salamander, Triton und Ichthyophis. Da Burckhardt diese Furche außerdem auch bei Acanthias, Lacerta und dem Menschen auffand, so hält er sie wegen ihrer allgemeinen Verbreitung und konstantem Vorkommen für eine wichtige Grenzmarke des Hirns. Sie bildet ventralwärts die Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn. Beim Stör soll nach v. Kupffer diese Furche zuerst jederseits seitlich, also wohl paarig auftreten, und erst später medianwärts kenntlich werden.

Außer dieser inneren Querfurche findet v. Kupffer bei dreieinhalb Tage alten Stör-Embryonen auch eine äußere Querfurche am Hirnboden, die ihrer Lage nach der inneren entspricht.

Aus den Verhältnissen, wie sie uns in der Ontogenie der Ganoiden und Teleostier vorliegen, ist die Genese weder der inneren noch dieser äußeren Querfurche am Hirnboden zu ermitteln, denn es sind bei beiden Abtheilungen schon einige Koncentrationen in der Gegend des Mittelhirnbodens und damit im Zusammenhange, doch in geringerem Grade, auch in dem vorderen Ende des Hinterhirnbodens eingetreten. Um also der Genese dieser Furchen näher zu treten, führe ich die Verhältnisse an, die bei einem 30 mm langen Mustelus-Embryo zur Beobachtung gelangten. Bei diesem Embryo

(Textfig. 1) erkennt man an der höchsten Stelle der Plica encephali ventralis eine doppelte Faltung. Die hintere (caudalwärtige) Falte ist von innen nach außen, die vordere von außen nach innen gerichtet. Die innere Vertiefung der hinteren Falte (*mhgr*) ist die durch Burckhardt bekannt gewordene Querfurche zwischen Mittel- und Hinterhirnboden und die Begrenzung der Falte von außen und hinten (*x*) ist jener Einschnitt an der äußeren Seite des Hirnbodens, den v. Kupffer bei Stör-Embryonen gesehen hat. Die vordere Falte ist das Tuberculum impar superius, während das Tuberculum impar inferius (*w'*) an dem vertikal gerichteten Zwischenhirnboden gleichfalls einer Falte seine Entstehung verdankt. Alle diese Faltungen sind offenbar auf die Entstehung der sogenannten Kopfbeuge zurückzuführen, wobei freilich die höhere Bedeutung jener Querfurche (*mhgr*) nicht Abbruch leidet.

Fig. 1.



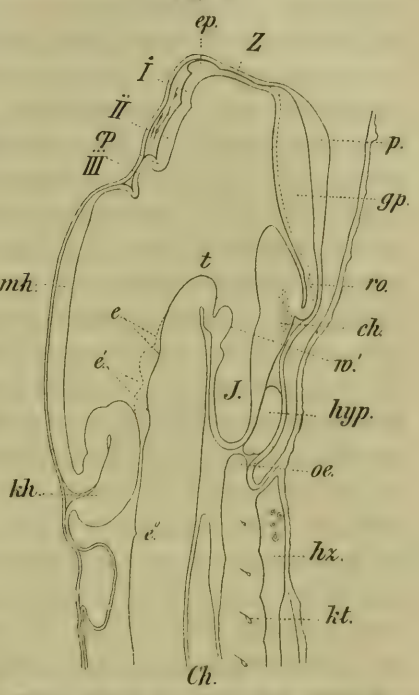
Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 30 mm langen Mustelus-Embryos.

Sind bereits bei dem Stör im Vergleich mit den oben angeführten Verhältnissen der Selachier ziemlich hochgradige cänogenetische Vorgänge am Hirnboden hierselbst zu verzeichnen, so sind diese Zusammenziehungen in der Ontogenie der Knochenfische noch viel größer. Die Verhältnisse am Hirnboden der Forelle habe ich bei 5 und 6 mm langen Embryonen beschrieben (41, pag. 49, 50) und möchte hier bloß anführen, dass ich von der inneren Seite des Hirnbodens drei Furchen beobachtet habe, von denen die erste zur Grenzfurche zwischen Mittel- und Hinterhirn wird, doch war diese erste Querfurche in Folge von Verschiebung des Hirnbodens nach vorn zu[1], mit gleichzeitigem Nachhintenrücken der Mittelhirngrenze am

[1] So fasse ich die Sache auf, doch wäre es immerhin möglich, dass trotz dieser starken Ausbildung des Mittelhirnbodens, was wieder eine Folge der größeren Entfaltung des Lobus opticus der Knochenfische ist, nicht die erste Furche (Textfig. 2 *e*), sondern die zweite (*e'*) derjenigen der Selachier ent-

Hirndache, — was die Folge der starken Ausbildung des Lobus opticus der Teleostier ist, wie dies durch einen Vergleich eines medianen Längsschnittes durch den Kopf eines 6 mm langen Forellen-Embryos (Textfig. 2) mit einem gleichen des 30 mm langen Mustelus-Embryos klar wird —, nicht mehr unter der dorsalen Grenze des Mittelhirns, sondern viel weiter vor ihm gelegen[1].

Fig. 2.



Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Forellen-Embryos.

Die cänogenetischen Momente bei den Knochenfischen finden hier hauptsächlich darin ihren Ausdruck, dass eine Anzahl von Entwicklungszuständen schon vorgeschrittener ist als bei Mustelus (Abschnürung der Hypophyse, Gliederung des vertikalen Zwischenhirnbodens, größere Entfaltung der Kleinhirnanlage, Auftreten des Chiasma opticum etc.), obgleich der Mund noch nicht zum Durchbruch gelangte, was bei dem Mustelus-Embryo von 30 mm Länge schon erfolgt ist.

Die Bedeutung der von BURCKHARDT gewürdigten inneren Querfurche habe ich auch anerkannt und habe in Anbetracht dieser Bedeutung ihr den Namen Sulcus interencephalicus gegeben (41).

---

sprechen würde, wofür der Umstand zu sprechen scheint, dass bei 5 mm langen Forellen-Embryonen auch eine äußere Furche der zweiten inneren Furche entspricht. Doch ist diese keine ausgesprochene Furche mehr, denn die Oberfläche des Hirnbodens ist glatt und nur in der kernreichen Schicht oberhalb der dünnen Faserschicht (41, Fig. 1) ist ein solches Verhalten noch markirt. Dem gegenüber könne man freilich einwenden, dass allen inneren Querfurchen auch äußere haben entsprechen müssen.

[1] Wie wir es später noch sehen werden, beginnt diese Nachvorwärtsverschiebung wenigstens bei der Forelle schon in der vorderen Trigeminusregion, wodurch es dann kommen mochte, dass der ganze vordere Trigeminus nach vorn verlegt wurde und dadurch scheinbar ein ursprünglicher Zustand geschaffen ward, wie er sich noch in der Ontogenese von Scyllium und Pristiurus nach den Beobachtungen VAN WIJHE's abspielt.

Dieser Name ist wenigstens bei den Knochenfischen in so fern nicht immer zutreffend, als aus der Querfurche bei adulten Individuen sich eine ganz median gelegene Grube entwickelt; doch sehe ich schon wegen der Eigenschaft dieser Vertiefung als Grenzmarke davon ab, ihr hier einen anderen Namen beizulegen. Auf die Bedeutung dieser Querfurche werde ich noch weiter unten zurückkommen und jetzt möchte ich von ihr nur bemerken, dass sie die Stelle, die an dem Hirnboden durch die Plica encephali ventralis bereits in jüngeren Stadien der Entwicklung abgegrenzt wurde, noch schärfer markirt. Denn es ist keine Zufälligkeit, wenn diese Grenze (Textfig. 1 *mhgr*) mit dem vorderen Ende der Chorda (*ch*) sowohl, als auch mit der unpaaren Querverbindung (*pk*) zwischen den beiden prämandibularen Kopfhöhlen in einer gewissen Periode der Ontogenese bei Selachierembryonen in eine und dieselbe Frontalebene fällt. Dies trifft sich, wie ich oben anführte, bei den Ganoiden (wenigstens bei dem Stör) nicht mehr in jener Vollkommenheit und noch weniger bei den Teleostiern, was selbstverständlich davon nicht abhalten kann, jenen Zustand bei den Selachiern als primär zu betrachten. Es wird somit ventralwärts am Hirn ganz genau durch das vordere Chordaende und durch die Verbindung eines Somitenpaares (des ersten Kopfsomitenpaares VAN WIJHE's, des zweiten nach der Entdeckung der »anterior hyde cavity« durch Miss PLATT) mit einander, dem wir wegen Mangel des Zusammenhanges mit ventralen mesodermalen Metamerenabschnitten eine andere Bedeutung zumessen müssen, als den darauffolgenden Somitenpaaren, eine Stelle markirt, an der die ontogenetisch erste Abgrenzung des Hirnrohres erfolgt. Es liegt aber diese Grenzmarke gleichzeitig auch vor dem Abgange des ersten als segmental anerkannten Nerven, des Oculomotorius und knapp vor der Anlage der Kieferhöhle. Darum wird mit Recht daran festzuhalten sein, dass bis zu dieser Stelle das metamere Hirn reicht, von hier an nach vorn zu aber der unsegmentirte Hirnabschnitt im unsegmentirten Cranialabschnitt sich befindet und dass der Sulcus interencephalicus die Grenzmarke zwischen zwei ontogenetisch sehr zeitig auftretenden und darum schon eine phyletische Bedeutung erfordernden Abschnitten des Hirns vorstellt.

Im Folgenden werde ich nun den aus dem hinteren Abschnitt, dem »Nachhirn« v. KUPFFER's (Rautenhirnarm HIS'), des zweigetheilten Hirnrohres hervorgegangenen metameren Hirnabschnitt als chordales Hirn (Epencephalon EDINGER's) und den vor diesem gelegenen

dismetameren Theil oder alle die Theile, die sekundär aus diesem hervorgegangen sind (Mittel-, Zwischen- und sekundäres Vorderhirn), zusammen als prächordales Hirn mit v. Kölliker aufführen.

Bekanntlich war es Goette (33), der das Hirn der Amphibien der Ontogenese nach in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt eintheilte. Später hat dann Ahlborn (1, pag. 198) diese Eintheilung für die gesammten Vertebraten mit Ausschluss des Amphioxus acceptirt und rechnet zum epichordalen Hirn (hintere Hirnhälfte Goette's) die Medulla oblongata (Nachhirn) und das Cerebellum (Hinterhirn). Zum prächordalen Hirn (vorderen Hirnhälfte Goette's) gehört nach ihm ein Stammtheil und das eigentliche oder sekundäre Vorderhirn, wobei das erstere in das Mittelhirn und das Zwischenhirn (primäres Vorderhirn) zerfällt. »Die epichordale Hirnhälfte entspricht dem embryonalen Hinterhirnbläschen und unterscheidet sich vom prächordalen Hirn zunächst rein äußerlich durch ihr (epichordales) Lageverhältnis zur Chorda dorsalis; der Hauptunterschied zwischen beiden ist aber der, dass das epichordale Hirn in vielen wesentlichen Punkten des inneren Baues den Typus des Rückenmarkes bewahrt hat, der im prächordalen Hirn vollständig verwischt ist. Das epichordale Hirn enthält die Summe der spinalartigen Hirnnerven (III —XII), die vordere Hirnhälfte dagegen nur die Nervi optici und olfactorii, die nach einem eigenen abweichenden Typus gebaut sind und als integrirende Theile des Hirns anzusehen sind.«

Unsere Eintheilung würde somit sich mit jener Ahlborn's decken, wobei aber, wie aus dem bisher Mitgetheilten hervorgeht, ich die Grenze des Mittelhirns und mit ihr jene zwischen chordalem und prächordalem Hirn ventralwärts durch den Sulcus interencephalicus für gegeben halte.

Das prächordale Hirn, das im prävertebralen Cranialabschnitt liegt, hat im Gegensatze zum postchordalen, das im vertebralen Cranium lagert, seine ursprüngliche Form nicht gewahrt, sondern ist, wenn wir von den durch vielfache Rückbildung modificirten Hirn des Amphioxus absehen wollen, selbst bei den niedersten Wirbelthieren sekundäre Differenzirungen eingegangen, welche zum Theil der starken Ausbildung eines ererbten (Riechorgan) oder eines erworbenen Sinnesorgans (Sehorgan) zum Theil durch das Auftreten des Großhirnmantels hervorgerufen wurden. Dabei bleibt die durch das Geruchsorgan hervorgerufene Modifikation überall dieselbe, die durch das Sehorgan hervorgerufene aber eine verschiedene, denn entweder erfolgte durch die stärkere Entfaltung der mehr caudal gelegenen Ursprungssphäre

die Bildung der Lobi optici im Mittelhirne (Fische) oder aber durch die größere Inanspruchnahme der Ursprungsstätte im Zwischenhirn, die Ausbildung der Thalami optici (Amnioten); wobei dann die Ausbildung des einen die volle Entfaltung des andern verhindert.

Wenn wir der richtigen Auffassung GEGENBAUR's folgen, nach welcher, wie es in dem vorhergehenden Abschnitte erörtert ward, die Gliederung des chordalen Craniums — und Hand in Hand damit muss ja auch die des Hirns erfolgt sein — schon zu einer Zeit durch Verschmelzung und, wie die Ontogenie lehrt, selbst durch völlige Rückbildung einzelner Segmente, schwinden musste, als das Visceralskelet noch gar nicht zur Geltung gelangte, so müssen wir, besonders wenn wir das Einbezogenwerden neuer Wirbelsegmente in der Occipitalgegend berücksichtigen, auch an dem postchordalen Hirne zwei Abschnitte unterscheiden; gerade so, wie dies SAGEMEHL mit der Unterscheidung eines metameren und eines auximeren Theiles an dem Cranium durchführte. Der ursprünglich vordere Abschnitt des Hirns reicht somit bis zu dem letzten Bündel des Vago-Accessorius, hierauf folgt die primäre Angliederung der Selachier und dann später bei den Teleostiern, deren Verhalten durch die Ganoiden eingeleitet ward, die sekundäre Angliederung. Wir hätten somit theoretisch an dem chordalen Hirn einen vordersten primären, einen mittleren sekundären und einen caudalsten tertiären Theil zu unterscheiden und dabei zu berücksichtigen, dass der sekundäre Theil möglicherweise bei den Knochenfischen ganz der Rückbildung verfiel. Es wäre somit zu untersuchen, in wie fern dieser, durch die äußeren Verhältnisse der Nerven gut begründete Process, innerhalb des Markes sich noch wiederspiegelt [1].

Bevor ich jedoch mit der Beschreibung meiner Beobachtungen beginne, möge es mir gestattet sein, und zwar des leichtern weiteren Verständnisses halber, ein allgemeines Bild vom Rückenmarksbau entwerfen zu dürfen.

Wenn wir von den frühesten Zuständen des Rückenmarksbaues, wie sie sich in histologischer Hinsicht noch bei einer, wohl sehr früh abgezweigten, doch sich völlig einseitig entwickelten Gruppe

[1] FÜRBRINGER (20, pag. 542) ist, wie dies schon erwähnt wurde, wohl nach eigenen Beobachtungen der Meinung, dass diese »Reduktion der spino-occipitalen und spinalen Nerven in toto« von rostral- nach caudalwärts, was Anfangs (ältere Selachier) »durch das successive Schwächerwerden der vorderen (rostralen) Nerven« (»occipitaler«) erkennbar wird, auch durch »die Verschmälerung der ihnen Ursprung gebenden Zellsäule erkennbar« ist.

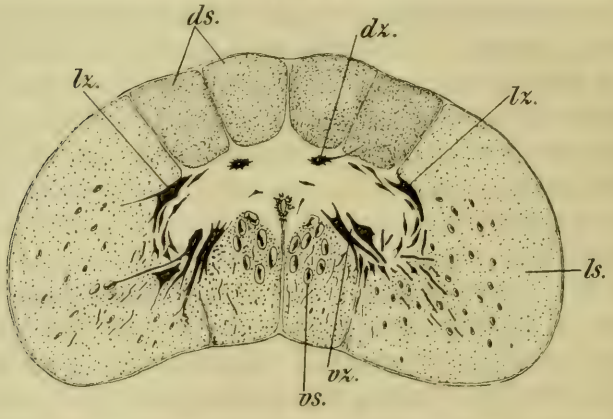
von Teleostiern, nämlich den Plectognathen, noch vorfindet, — und worauf ich schon früher bei Beschreibung des Rückenmarkbaues von Orthagoriscus (42) hinwies — und in einer Nichtdifferenzirung der weißen von der grauen Substanz sich ausspricht, absehen wollen, so finden wir bei den Fischen überall jene Differenzirung vollzogen. Sie leitet sich jedoch von jenem Zustand der Plectognathen ab, in dem die Ganglienzellen zum Theil noch eine corticale Lage besitzen und gewiss nicht von den hochdifferenzirten Zuständen sonst niederer recenter Chordaten. Wie ich aber für die Teleostier zu zeigen Gelegenheit hatte (40), ist der Unterschied zwischen grauer und weißer Rückenmarkssubstanz kein principieller, vielmehr gehen beide ganz kontinuirlich in einander über.

Aus den Verhältnissen der meisten bilateralsymmetrischen Evertebraten, aber auch aus gewissen Einrichtungen des Wirbelthiermarkes, können wir schließen, dass zu Beginn bei den Vertebraten jederseits nicht zwei, sondern drei Nervenwurzeln das Rückenmark verließen. Es waren dies eine dorsale, eine mediale und eine ventrale Wurzel. Obgleich die graue Substanz sich in bestimmter Weise in ein Ober- und Unterhorn gliedert, so ist doch anzunehmen, dass auch ein mittlerer Theil besteht, der im oberen, dem Centralkanal genäherten Abschnitt des Unterhorns seinen Sitz hat. Dies lässt sich schon daraus erschließen, dass hauptsächlich aus diesem Abschnitt die lateralen Theile der weißen Substanz sich konstruiren und somit hätten wir im Rückenmarke drei Centren vor uns: Ein ventrales, ein mittleres und ein dorsales. Innerhalb der grauen Substanz lassen sich für diese Centren die Grenzen aber nie genau durchführen, besonders seitdem wir wissen, dass selbst die Ventralhörner Fasern in die hinteren Rückenmarkswurzeln entsenden und wir können bloß mit Sicherheit behaupten, dass das ventrale Centrum die Ventralstränge, das mittlere, morphologisch nicht gut umschriebene Centrum die Lateralstränge und die dorsalen Centren (dazu sind auch die Spinalganglien zu rechnen) die Dorsalstränge mit Längsbahnen bereichern. Alle drei Stränge stehen in Konnex mit Gehirntheilen. Die ventralen Stränge führen lange und die lateralen zumeist kurze Bahnen und zwischen den beiden Hälften des Rückenmarkes besteht der größtmöglichste morphologische Zusammenhang.

Ursprünglich werden die Grenzen dieser drei Centren, wie dies noch bei den mit einem Bauchstrange versehenen gasteropoden Mollusken u. A. zu finden ist (44), nicht markirt gewesen sein. Es werden dann da sowohl motorische als auch sensorische Nerven —

so weit letztere ihren Ursprung nicht noch außerhalb des Centralnervensystems in peripheren Ganglienzellen hatten — in der genannten peripherwärts gelegenen Ganglienzellschicht entsprungen sein, wie bei jenen Mollusken. Bei den recenten Vertebraten ist aber eine Sonderung in dieser Richtung durchgehends erfolgt und selbst die Acranier haben bereits diesen gesonderten Zustand erreicht. Am deutlichsten ist diese Sonderung in drei über einander liegenden Regionen bei den Petromyzonten vorhanden und ist im ganzen metameren Hirn, sowie im Rückenmark in der Gegend der vordersten Spinalnerven anzutreffen, dem gegenüber in dem übrigen Rückenmark in Folge der großen Abplattung die Grenze zwischen den beiden ventralen Regionen völlig geschwunden ist. Darum möchte ich, ohne

Fig. 3.

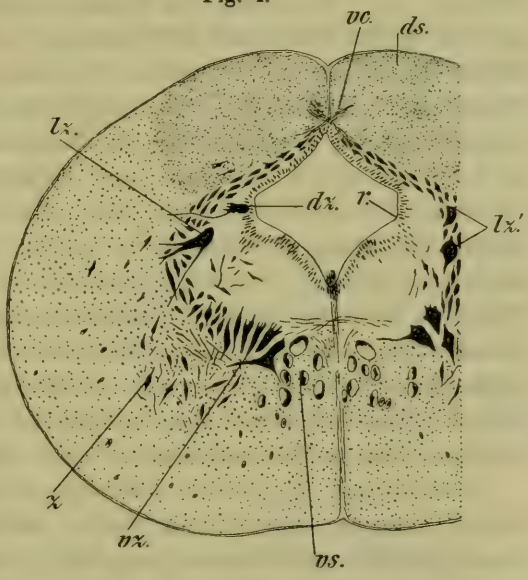


mich hier auf Detailverhältnisse einzulassen, des Verständnisses halber die diesbezüglichen Verhältnisse der Petromyzonten aufführen.

»Im Rückenmark der Petromyzonten,« sagt Sigm. Freud in seiner Mittheilung über den Ursprung der hinteren spinalen Nervenwurzeln dieser Thiere (26), »finden sich in jeder Höhe und beiderseits große Nervenzellen neben und etwas hinter dem Centralkanal. Dieselben sind als besondere Gattung von Zellen unterschieden worden und führen den Namen der großen runden oder großen bipolaren Zellen. Der erste Name rührt von dem Bilde her, das sie auf Querschnitten darbieten, wo sie meist rund und fortsatzlos erscheinen; den zweiten Namen führen sie nach dem Bilde, das sie auf Längsschnitten geben, indem sie da lange und entgegengesetzt gerichtete Fortsätze nach oben und nach unten (nach rostral- und

nach caudalwärts, HALLER) zeigen.« Diese Zellen nannte ihr Entdecker REISSNER (79), nach dem sie übrigens auch oft genannt wurden, u. A. auch Hinterzellen und STILLING (84) homologisirte ihre Reihe mit den CLARKE'schen Säulen oder den Dorsalkernen im Säugethierrückenmarke. Die Vermuthung STILLING's, dass diese »Hinterzellen« zum Ursprunge von Wurzelfasern der dorsalen Spinalnervenwurzeln dienen, wurde dann durch FREUD direkt nachgewiesen. Hier kann ich hinzufügen, dass es auch mir gelungen ist, auf silberimprägnirten Präparaten von diesen Zellen aus Achsencylinder in die hinteren Spinalnervenwurzeln zu verfolgen. Auch sah ich Fasern auf die anderseitige Rückenmarkshälfte sich begeben, wodurch eine Kreuzung zwischen je zwei solchen Zellen über dem Centralkanale erfolgte. Es gelang mir aber nicht festzustellen, ob diese Kreuzungsfasern, die in die dorsalen Längsstränge geriethen, zu Wurzelfasern wurden oder Netzfortsätze vorstellten. Es wäre somit festgestellt, dass FREUD thatsächlich aus REISSNER's Hinterzellen jene sensorischen Wurzelfasern entspringen sah und dass somit STILLING Recht hatte, wenn er diese Zellen mit Hinterzellen in dem Säugethierrückenmarke gleichstellte[1]. Gleicher Ansicht wie REISSNER war dann später auch LANGERHANS (67).

Fig. 4.



[1] Dies hielt ich darum angezeigt zu betonen, da AHLBORN unvorsichtiger Weise daran Zweifel hegt (1, pag. 241—242), dass FREUD die Wurzelfaser aus der »Hinterzelle« entspringen sah und meint, die vermeintliche Ursprungszelle sei nicht die REISSNER'sche Hinterzelle, sondern sei eine von den REISSNER'schen kleineren Zellen. Dies mag dazu veranlasst haben, dass manche neuere Autoren den Vergleich des FREUD'schen Ursprunges mit dem von RAMON Y CAJAL und LENHOSSÉK entdeckten Ursprung von hinteren Spinalwurzelfasern aus dem Vorderhorn bei Amnioten anstellten. AHLBORN stützt seinen Zweifel auf den

Außer diesen »mittleren großen Zellen« unterschied nun Reissner im Rückenmarke der Petromyzonten noch die »äußeren großen Zellen« an den beiden lateralen Seiten der grauen Substanz. Dann beschrieb er noch viele kleinere Zellen.

Ich will hier versuchen, mit Hilfe von Abbildungen, die nach Tinktionspräparaten hergestellt wurden, diese Verhältnisse zu erörtern.

In dem nicht abgeplatteten Theil des Rückenmarkes, der beiläufig bis zum dritten Spinalnerven sich erstrecken dürfte, wahren die »Hinterzellen« eine konstantere Lage als im abgeplatteten Rückenmarkstheil, was eben die Folge der geringen Abplattung und damit verbunden die der größeren Höhenausdehnung der grauen Substanz ist. Sie liegen da (Textfig. 3 *dz*), im Gegensatz zu den anderen großen Zellen des Rückenmarkes sowie den meisten kleinen Zellen desselben, in der grauen Substanz nicht ganz randständig, sondern sind in dieselbe etwas eingerückt. Es sind in diesem vorderen Theil des Rückenmarkes die beiderseitigen Dorsalstränge (*ds*) je durch ein feines Septum in zwei Abschnitte geschieden, in einen dorsalen und einen lateralen. Die »Hinterzelle«, die wegen der Körperorientirung richtiger Dorsalzelle genannt werden soll, befindet sich gerade unterhalb dieses Septums, zwischen den beiden Portionen des Dorsalstranges. Nebenbei möchte ich erwähnen, dass die Dorsalzellen überall durch ihren feingranulirten, bei schwächeren Vergrößerungen fast homogen aussehenden Zellleib, sowie durch ihren auffallend kleinen Zellkern, aber auch durch ihre zahlreichen feinen Netzfortsätze, von den großen motorischen Zellen sich deutlich unterscheiden.

Die übrigen Zellen des Rückenmarkes liegen, mit Ausnahme einiger wenigen, sehr kleinen Zellen, welche möglicherweise auch Neurogliazellen sein könnten, um die graue Substanz herum randständig und diese ist bis auf jene kleinen Zellen ganz frei von Zellgebilden.

Ahlborn (l. c. pag. 248) erwähnt zwar in obiger Gegend des Rückenmarkes das Auftreten von großen multipolaren Ganglienzellen

---

Umstand, dass die durch Freud abgebildete Zelle zu weit lateralwärts vom Centralkanal liegt, um die »Hinterzelle« sein zu können. Ich glaube aber, Freud's Abbildung sei deutlich genug, um zu zeigen, dass er eine der größten Zellen meint. Wer horizontale Längsschnitte von Petromyzonrückenmarken betrachten will, der wird sich alsbald davon überzeugen, dass manche von den »Hinterzellen« im platten Rückenmarkstheil auch weiter lateralwärts verschoben sein kann, als es sonst die Regel ist. Mit den großen motorischen Zellen lässt sich die »Hinterzelle« wegen ihrer feinen Granulation und sehr kleinem Zellkern nie verwechseln.

in den dorsolateralen Regionen, »welche in Form und Farbe viel Ähnlichkeit mit den großen unteren Zellen besitzen«, doch hat er über deren Bedeutung nichts Bestimmtes ermitteln können. Hierdurch ist es dann gekommen, dass er eine falsche Vorstellung von den großzelligen oberen Kernen des Vagus und Trigeminus sich bildete und dieselben für sensorisch erklärte.

Thatsächlich lassen sich hier, im Gegensatz zu dem abgeflachten Theil des Rückenmarkes, ihrer Lage nach zweierlei große motorische Zellen von einander gut unterscheiden. Die obere Reihe dieser Zellen wird in der Querebene fast immer nur durch eine einzige recht große Zelle dargestellt, welche (*lz*) eine langgestreckte Form besitzt und mit ihrer langen Achse entsprechend dem Rande der grauen Substanz dieser nach außen fest anliegt und zwar gerade an der dorsalen Begrenzung der Lateralstränge (*ls*) den Dorsalsträngen zu. Auch durch die Lage wird somit die Zugehörigkeit dieser großen Zellen zu den Lateralsträngen klar. Diese Zellen mögen als Lateralzellen bezeichnet werden.

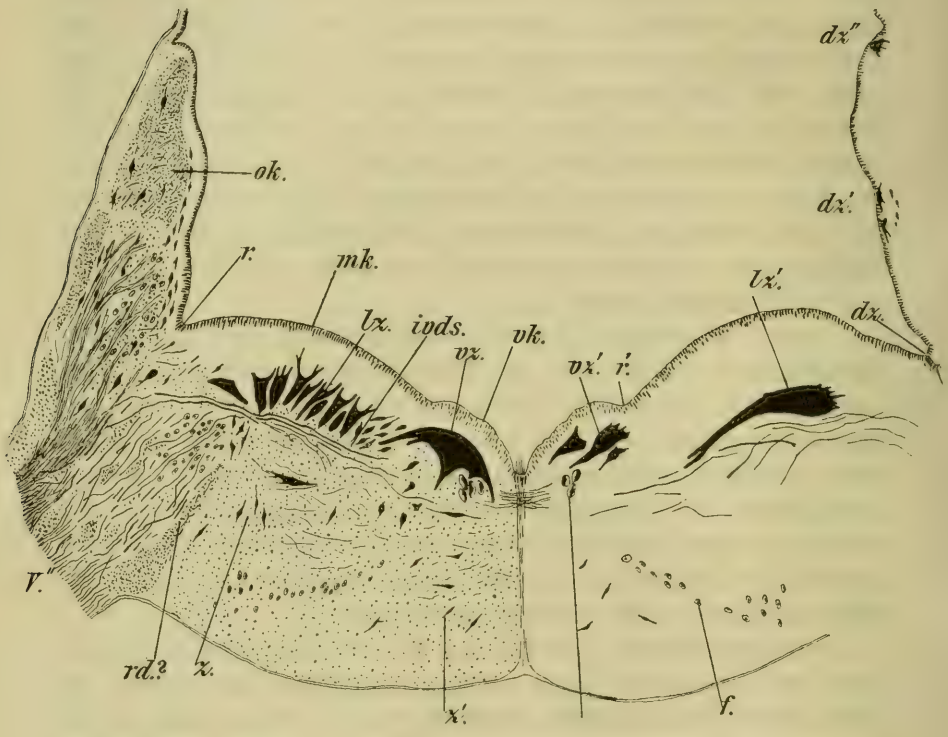
Unten, laterodorsal von dem Längsbündel der sogenannten Müller'schen Fasern oder den Hintersträngen, liegt eine Gruppe von zwei bis drei großen Zellen, die ich als Ventralzellen (*vz*) bezeichnen möchte. Sie sind mit ihrer Längsachse nach außen und unten gerichtet, doch gelangen sie, wenngleich sie auch die Repräsentanten der Unterhornzellen sind, in die graue Substanz nicht hinein und diese bildet keine Unterhörner, wie bei den Gnathostomen, sondern die Zellen liegen an dem Rande der grauen Substanz, dieselbe gegen die weiße Substanz begrenzend.

Die Ventralzellen berühren sich mit den Lateralzellen nie, sondern sind von diesen durch einen Zwischenraum geschieden, der durch kleine Ganglienzellen ausgefüllt wird. Letztere liegen gleichfalls randständig, gelangen auch zwischen die Gruppe der Ventralzellen und indem sie dorsalwärts die Lateralzellen von innen passiren, sogar etwas über dieselben. Wenn nun die Rückenmarksverhältnisse der Petromyzonten auch keinen ursprünglichen Zustand vorstellen und die Ausbildung großer Ganglienzellen gewiss eine sekundäre Erscheinung ist, so sind diese großen Zellen doch ein Beweis dafür, dass das Rückenmark bereits bei den Cyclostomen sich in drei über einander liegende Zonen gliederte. Die dorsale Kernzone, welcher als Längsbahn der Dorsalstrang angehört, wird durch die Dorsalzelle, die laterale Kernzone mit dem Lateralstrang durch die Lateralzelle und die ventrale Kern-

zone mit dem Ventral- oder Hinterstrange durch die Ventralzelle scharf markirt.

Den großen Ganglienzellen schließen sich dann zahlreiche kleine an, deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten Zone aber natürlich in jedem einzelnen Falle, so weit nicht die Lage mehr oder weniger für ihre Zutheilung spricht, ermittelt werden muss.

Fig. 5.



Durch dieses sehr wichtige Verhalten der großen Zellen wird uns aber auch der Weg gezeigt, den die Gliederung der Kerne der spinalartigen Kopfnerven wandelte. In der hinteren Oblongatagegend (Textfig. 4), in welcher die beiden nun einheitlichen Dorsalstränge (*ds*) zwar von einander durch eine Tela choroidea noch nicht getrennt, der Centralkanal aber sich bereits ansehnlich erweitert hat, ist die Anordnung der drei Kernzonen so deutlich wie in dem Anfangstheil des Rückenmarkes. Die Dorsalzelle (*dz*) liegt an der unteren Grenze der Dorsalstränge, ganz nahe an dem Ependym; die Lateralzelle (*lz*) und die Ventralzelle (*vz*) behalten genauestens ihre frühere

Lage. Die Zahl der großen Lateral- und Ventralzellen schwankt auch in derselben Querebene auf beiden Seiten. Oft sieht man auf der einen Seitenhälfte zwei Lateralzellen (*lz'*), auf der anderen aber bloß eine (*lz*). Auch die Ventralzellgruppe kann auf der einen Seite eine größere und auf der anderen eine geringere Zahl aufweisen, doch ist ihre höchste Zahl im Verhältnis zu jener in dem Rückenmarke gestiegen und dürfte wohl im Maximum auf sechs zu schätzen sein, wobei sich zwischen den nicht allzugroßen Ventralzellen (*vz*) auch ein bis zwei größere Elemente befinden können.

Die kleinen Zellen umziehen kranzförmig nach oben zu die graue Substanz und reichen dorsalwärts, stets unter den Dorsalsträngen gelegen, bis hinauf zur hinteren Vaguskommissur (*vc*).

In der eigentlichen Vagusgegend, die nun folgt, und wo die beiden Dorsalstränge, wenngleich sie noch fest an einander liegen, bereits von einander durch einen Spalt getrennt sind, stellen sich nun einige Veränderungen ein, die weiter rostralwärts im metameren Hirn auf eine noch höhere Stufe der Ausbildung gelangen. In der Gegend der hinteren Vaguskommissur (Textfig. 4) ist der erweiterte Centralkanal jederseits durch drei Flächen begrenzt. Dorsalwärts ist es die innere Seite des sensorischen Abschnittes, darauf folgt eine schmale senkrechte Fläche und dann eine ventrale, etwas vorgewölbte Fläche, die mit der der anderen Seite oberhalb des ventralen Septums zusammenstößt. In der engeren Vagusgegend theilt sich nun durch eine Anfangs tiefere, dann ventralwärts immer flacher werdende, doch in dieser Form auch in der Trigeminusgegend sich erhaltende Längsrinne (Textfig. 5 *r'*) die ventrale innere Seite der Oblongata in zwei vorgewölbte Abschnitte. Obgleich von Anfang an die äußere Hälfte breiter wie die innere ist, so tritt diese Breitendifferenz zwischen den beiden Hälften doch nicht so stark hervor, wie in der Trigeminusgegend. Je weiter rostralwärts um so breiter und vorgewölbter wird der laterale Theil zu Ungunsten des medialen. Dies ist erklärlich durch den Umstand, dass unter der inneren Fläche (Textfig. 5 *vk*) die ventrale Kernzone und unter der lateralen (*mk*) die laterale Kernzone gelegen ist, diese aber, je weiter rostralwärts, um so ansehnlicher wird. Die laterale Kernzone wird jetzt zumeist durch eine große Zahl (bis zwölf) von senkrecht mit ihrer Längsachse gestellten, großen doch schmalen Ganglienzellen (*lz*) gebildet; es gelangt jedoch ab und zu doch noch die Tendenz zur Geltung, den Kern durch bloß eine, dann aber sehr große Zelle zu vertreten (Textfig. 5 *lz'*). Die laterale Kernzone wird nun zu dem weiter unten bei den gna-

thostomen Fischen ausführlichst zu behandelnden, oberen motorischen Kern der spinalartigen Kopfnerven.

Auch die ventrale Kernzone wird höchst selten noch von einer einzigen Ventralzelle dargestellt, doch kommt dies, wie es ja Ahlborn ausführlich beschrieben hat, mehrmals vor. So befindet sich u. A. auch in der Trigeminusgegend eine äußerst große Ventralzelle, die in der Querebene allein die Gruppe vertritt (Textfig. 5 *vz*); sonst wird aber diese durch drei bis vier kleinere Zellen (*vz'*) gebildet. Zu einer Einsenkung dieser Zellen ventralwärts, wie bei den Gnathostomen überhaupt, kommt es bei Petromyzon aber nicht und auf diese Weise fehlt ein Ventralhorn in jener Form. Nur einzelne kleinere Zellen (*z'*) sind es, die das Ventralhorn markiren. Solche Zellen (*z*) gelangen weiter rostralwärts auch aus dem oberen motorischen Kern ventralwärts und sind mitunter auch größere Elemente unter ihnen, die dann mit ihrer langen Achse stets quergestellt sind. Doch haben diese Zellen aus dem oberen motorischen Kern mit der Ventralhornbildung selbstverständlich nichts zu thun.

Aus der ventralen Kernzone wird somit der untere motorische Kern der segmentalen Kopfnerven, der dem Vorderhorn entspricht.

Ist nun die Tendenz des oberen motorischen Kernes[1] rostralwärts sich immer mehr zu vergrößern auch eine große, so erreicht er mit dem vorderen Trigeminuskern doch seine größte Entfaltung bezüglich der Zahl seiner Elemente. Mit dem Aufhören der Trigeminusgruppe tritt rostralwärts aber jene Tendenz zur Geltung, die Zellgröße bis zu jener der kleinen Elemente des Trochlearis und Oculomotoriuskernes einzuschränken und nur sporadisch befinden sich noch »Riesenzellen« in beiden motorischen Kernen, wie dies durch Ahlborn richtig beschrieben ward.

In der dorsalen Kernzone erhält sich die Dorsalzelle noch lange innerhalb der Oblongata bis in die Trigeminusgegend und liegt zumeist an der Grenze zwischen Ventral- und dem Dorsalstrang (Textfigur 5 *dz*), doch rückt er auch weiter dorsalwärts. Auf manchen Schnitten fehlt er gänzlich. In der Trigeminusgegend aber findet man auf demselben Querschnitte drei bis vier solche Dorsal-

---

[1] Ahlborn, der zwar, wie bereits erwähnt wurde, nahe daran war, das Wesen der Lateralzelle zu erkennen, hat dieselbe unrichtig gedeutet und hielt den oberen motorischen Kern für eine Fortsetzung des dorsalen sensorischen Gebietes. Der obere motorische Kern ist auch ihm sowohl bei dem Vagus, als auch bei dem Trigeminus der »sensorische Kern«.

zellen (*dz*, *dz'*, *dz''*), die jedoch kleiner wie sonst sind und es kommt somit auch hier die Tendenz zur Geltung, die Größe der Leitzelle zu Gunsten einer Vielzahl einzuschränken[1]. Diese kleinen Dorsalzellen unterscheiden sich aber auch sehr gut von den übrigen Zellen des dorsalen Kernes (*ok*) nicht nur durch ihre gelbliche Färbung und homogenes Aussehen, sondern auch durch ihre charakteristischen kleinen Zellkerne. Manchmal liegen diese Zellen in der Ependymschicht drin und zwar so, dass sie dann vom Ependym gar nicht überdeckt werden (Fig. 48), sondern ihr inneres Ende frei in die Fossa rhomboidea hineinragt. So gelegene Dorsalzellen haben eine hohe tonnenförmig-cylindrische Gestalt mit in dem Grau des Dorsalkernes sich auflösenden basalständigen Fortsätzen und erinnern an sehr ursprüngliche Zustände.

A. Die Postvagalnerven.

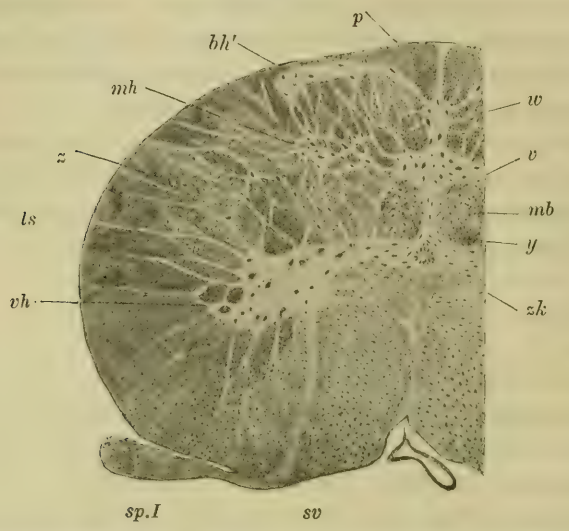
Anknüpfend an dieses allgemeine Bild, möchte ich nun mit der Schilderung des centralen Verhaltens der Postvagalnerven oder der Nerven der primären Angliederung an das metamere Hirn bei Scyllium beginnen. Scyllium besitzt nach Fürbringer (20) nur noch drei Postvagalnerven, von denen der erste der schwächste und der letzte der stärkste ist. So habe ich es auch bei Scyllium stellare gefunden. Der erste unter ihnen (Fig. 51) ist schon sehr schwach und fällt bereits in das Gebiet des Vagusursprunges (Textfig. 7 *pvn.I*), der zweite ist stärker und besitzt äußerlich mehrere Wurzeln, die endlich an dem dritten Postvagalnerven noch markanter zum Ausdruck gelangen und er darum so aussieht, wie die ventrale Wurzel der Spinalnerven.

Wie bereits aus den Untersuchungen Viault's (92) und von Lenhossék's (57) bekannt ist, werden die mächtigen medianwärts verschmälerten Unter- oder Vorderhörner des Selachier-Rückenmarkes (Textfig. 6 *vh*), in deren medianer Vereinigung der Centralkanal liegt, nur durch ein ganz schmales dorsales Stück grauer Substanz mit den Ober- oder Hinterhörnern verbunden. Dies ist ein Verhalten, das weder bei den Ganoiden nach Goronowitsch, noch nach Stieda's und meinen Untersuchungen bei den Teleostiern vorkommt

[1] Thatsächlich muss aber der Vorgang umgekehrt gedacht werden, nämlich so, dass ursprünglich viele kleine Zellen vorhanden waren, von denen eine, sich allmählich vergrößernd, die Funktionen der anderen übernahm und sie überflüssig machte.

und nur das Rückenmark von Perca fluviatilis (40, Fig. 12) erinnert unter den bekannten Rückenmarken diesbezüglich noch einigermaßen an die Verhältnisse der Selachier. Diese Verschmälerung der weißen Substanz zwischen Unter- und Oberhörnern bei Selachiern wird durch

Fig. 6.



Querschnitt durch das Halsmark am Ursprunge der ersten Spinalwurzel von Scyllium stellare.

die starke Medianwärtsrückung zweier, d. i. jederseits eines, Längsbündels (*mb*) verursacht, welches Längsbündelpaar bei den Knochenfischen nicht so wohlumgrenzt und dem übrigen Lateralstrange gegenüber nicht so scharf markirt ist. Es geht dort der medianste Theil der Lateralstränge in diese Längsbündel ohne Grenze, also ganz kontinuirlich über.

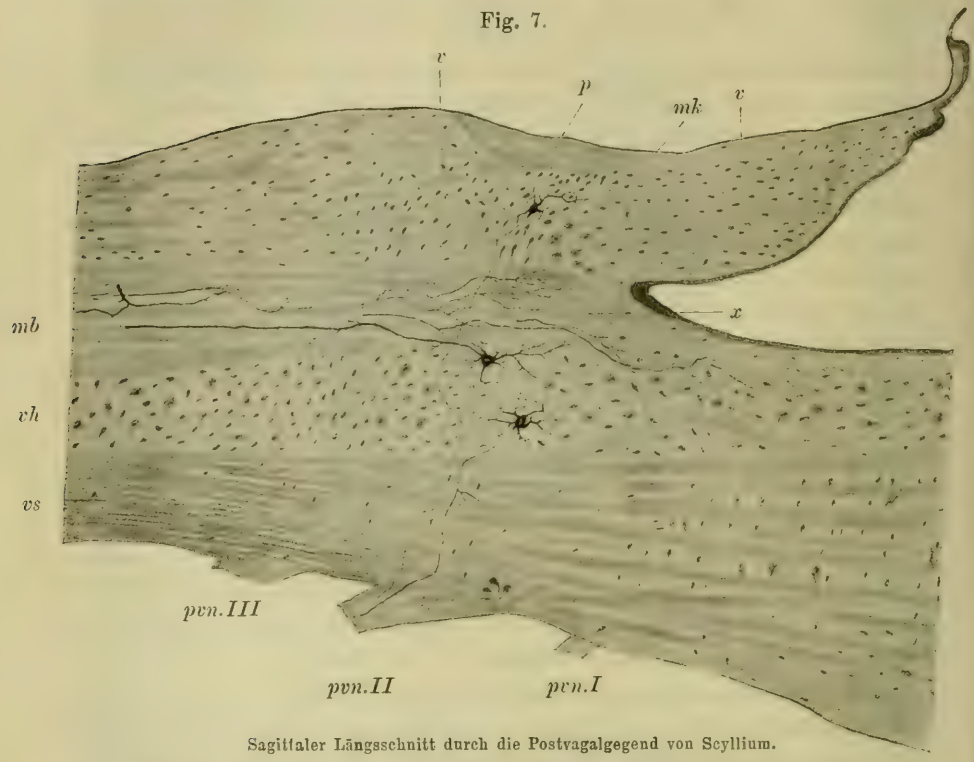
Wie ich dies bereits ausführlich erörtert habe (40), führen auch die Lateralstränge der Knochenfische zwischen ihren zahlreichen schmäleren Längsfasern auch eine größere Zahl breiter markhaltiger Längsfasern. Dadurch wird die Grenze der Lateralstränge den Dorsalsträngen gegenüber mehr (Cyprinoiden, Perca, Anguilla) oder weniger gut (Esox, Salmo) markirt. Aber auch unter den Knochenfischen, insbesondere unter den Salmoniden ist eine gewisse konstante Gruppirung der breitesten markhaltigen Längsfasern in den Lateralsträngen unverkennbar. Wenn wir von gewissen hier uns nicht weiter interessirenden Gruppirungen im caudalsten Rückenmarksabschnitt absehen wollen, so gelangt diese Gruppirung an zwei Stellen deutlich zum Ausdruck. So nimmt ein Theil von ihnen eine

periphere Lage ein (40, Fig. 9 *o*) und ein anderer, viel geringerer, lagert zwischen Unter- und Oberhorn an dem dieselben verbindenden Mittelstück der weißen Substanz dieser fest an. Diese Gruppirung ist bei den Selachiern eine deutlichere und es gelangt sowohl die periphere (Textfig. 6 *z*), als auch die mediale Gruppirung (*mb*) besser zum Ausdruck. In der Oblongatagegend, etwa mit dem Beginn des mittleren Vaguskerns, hören einzelne dieser dickeren Längsfasern der lateralen Stränge allmählich auf. Die Lateralstränge selbst sind abgetheilt in innere und äußere Lateralbahnen, Bestandtheile der Oblongata (39), während aber ihre Hauptbündel sich weiter in das Gehirn fortsetzen und mit den motorischen Abschnitten der metameren Gehirnnerven sowohl, als auch mit Centren des Zwischenhirns in Konnex treten, hört eine gewisse Zahl dieser beiden Längsfasern in der Oblongata auf. Es wäre aber darum unrichtig anzunehmen, dass sie bloß aufsteigende Bahnen vorstellen würden, denn im Gegentheil, sie führen unter sich, wie wir gleich sehen werden, auch absteigende Einzelbahnen und man muss überhaupt die Lateralstränge von jenem Gesichtspunkte aus betrachten, den die histologischen Verhältnisse uns dort unbedingt vorschreiben und annehmen, dass wir es hier stets mit kurzen Bahnen zu thun haben, gleichviel ob es sich um eine dickere oder dünnere Längsfaser handelt. Doch würde es hier zu weit führen uns auf diese Verhältnisse einzulassen und ich möchte diesbezüglich auf meine Untersuchung über das Teleostierrückenmark (40) verweisen.

Über das mediane Längsbündel dieser starken markhaltigen Längsfasern, welches ich den Fasciculus medianus des Seitenstranges nennen möchte, ließ sich so viel bei Scyllium ermitteln, dass, unter dem mittleren Vaguskern liegend (Textfigg. 7, 9 *mb*), seine dicken Fasern bis in die Acusticusgegend hinaufreichen, doch ist sein weiteres Verhalten nicht zur Erkenntnis gelangt. Bezüglich seiner feinen Fasern weiß ich — wie ich dies in die Abbildung, die einem Karminpräparate entnommen wurde, nach Golgi'schen Präparaten eintrug (Textfig. 7) —, dass einzelne derselben bis in den mittleren Vaguskern eindringen, um sich dann dort in ihre Endäste aufzulösen. Andere feine Fasern reichten nicht so weit und endigten (Textfig. 7 *x*) mit der hinteren Vaguskommissur. Da hier eben diese Kommissur lagert, so ist es nach den von mir beschriebenen Verhältnissen dieser Kommissur bei Cyprinus und Salmo (39) im höchsten Grade wahrscheinlich, dass ein Theil der feinen Fasern dieses Bündels sich hier kreuzt. Von den feineren Fasern des Fasciculus

medianus dürfen wir somit annehmen, dass sie die lateralen und oberen Theile der Unterhörner, deren theilweise Fortsetzung die mittleren Vaguskerne ja sind, mit diesem durch die Vermittelung des centralen Nervennetzes in Verbindung setzen.

Fig. 7.



Sagittaler Längsschnitt durch die Postvagalgegend von Scyllium.

Von der Endigung aufsteigender, breiter markhaltiger Fasern — ob sie, was ja wahrscheinlich wäre, auch in die Wurzel der Postvagalnerven umbiegen — war hier, vielleicht in Folge ungünstiger Golgi'scher Präparate, nichts zu beobachten; es konnte bloß festgestellt werden, dass größere Ganglienzellen aus dem nach unten anliegenden Unterhorn breite Fortsätze in das Bündel senden, die sich caudalwärts auf größere Strecken geschwärzt hatten (Textfig. 7).

Zuerst wurden die Fasciculi mediani bei den Selachiern von Stieda gesehen und beschrieben (88, pag. 439), dann aber durch Rohon unter der Bezeichnung »seitliche Längsbündel« ihrem Verlaufe nach ausführlichst gewürdigt. Bezüglich der topographischen Lage im Rückenmarke und dann in der Oblongata stimmt Rohon's Beschreibung mit der eben von mir gegebenen überein, doch

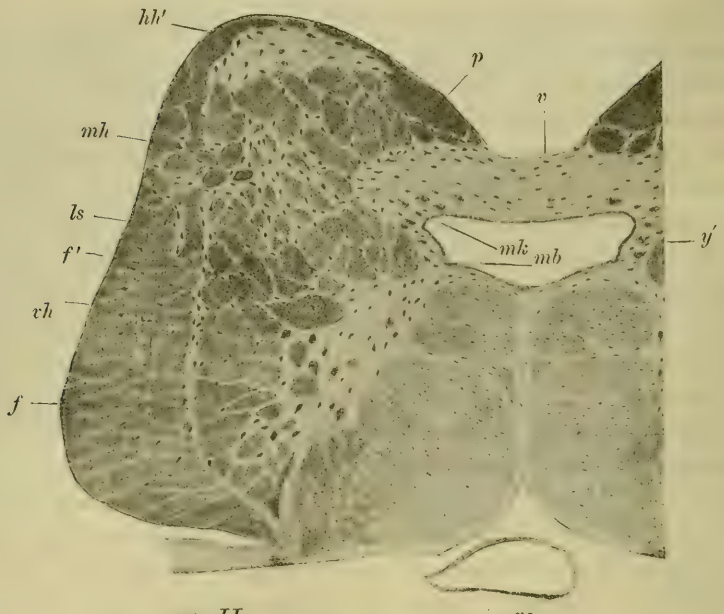
bildete er sich über das Endverhalten und die Abstammung eine bloß hypothetische Auffassung. Seine Worte lauten: »Vielleicht sind die seitlichen Längsbündel nur Elemente der hinteren Längsbündel der Haube, welche möglicherweise während des Durchtrittes durch das Zwischen- und Mittelhirn von den letzteren abgelöst wurden, und zwar behufs Verbindung des Vorderhirns mit den Hintersträngen des Rückenmarkes.« Also eine durch nichts gestützte Annahme.

Das Rückenmarkquerschnittsbild ist in Folge der beginnenden topographischen Umgestaltung der Oblongata in der Gegend des Ursprungs vom zweiten Postvagalnerven in mancher Beziehung anders geworden, als in dem Halsmarke. Vor Allem haben sich die dorsalen Theile, schon durch die Auseinanderweichung oberhalb des Centralkanals, der sich kurz darauf in die Rautengrube, wie man zu sagen pflegt, öffnet, wesentlich anders gestaltet. Denn erstens ist der dorsalste unpaarige Theil zwischen den Oberhörnern (Textfigur 6 *w*) in Folge des Auseinanderweichens der dorsalen Markhälften gewichen (Textfig. 8) und dann hat sich das oberhalb des Centralkanals gelegene, breite unpaare Stück der grauen Substanz (Textfig. 6 *v*) in Folge der Erweiterung des Centralkanals wesentlich verbreitert (Textfig. 8 *v*). Zugleich ist, durch den gleichen Process bedingt, das schmale unpaare Stück zwischen Unter- und Oberhörnern (Textfigur 6 *y*) vollständig gewichen, oder besser gesagt, es hat sich mit dem um den Centralkanal gelegenen paarigen Stück der Unterhörner, das den mittleren Vaguskern in sich birgt (Textfig. 8 *y'*), zur Unkenntlichkeit vereinigt, denn sein Vorhandensein kann an dieser Stelle des Markes nicht mehr festgestellt werden.

Der mittlere Vaguskern (*mk*) würde hier die Grenze zwischen Unter- und Oberhorn bilden, wenn ein Umstand uns nicht zu einer etwas anderen Annahme zwingen würde. Die Differenzirungen in dem Selachiermark sind nämlich, mehr als sonst in einem anderen Rückenmark, diesbezüglich dazu geeignet, um jene bisher von mir mit ziemlicher Vorsicht umschriebene mittlere Zone innerhalb der grauen Substanz genauer feststellen zu können, denn gerade der Ursprung der Postvagalnerven ist hierfür maßgebend. Diese Nerven sind, so weit sie nicht auch dorsale Wurzeln, wie der letzte unter ihnen bei den Notidaniden, besitzen, ausschließlich motorische und entsprechen, wie ja dies auch allgemein angenommen wird, den ventralen Spinalnervenwurzeln, folglich sind auch die Centren, aus denen Fasern in diese Wurzeln gelangen, dem motorischen Gebiete zuzurechnen. Aus

einem mittleren netzförmig angeordneten, zwischen Ober- (Textfig. 6 *bh'*) und Unterhörnern (*vh*).gelegenen, mit dem unpaaren Mittelstücke der grauen Substanz (Textfig. 6 *y*) zusammenhängenden lateralen Fortsatze (*mh*), der sich auch in der Gegend hinter der Rautengrube erhält (Textfig. 8 *mh*), gehen aber nachweislich Ursprungsfasern zu den Wurzeln der Postvagalnerven (Textfig. 7) und folglich sind

Fig. 8.



Querschnitte des Rückenmarkes hinter der Rautengrube. Scyllium.

diese Fortsätze der grauen Substanz noch dem obersten motorischen Gebiete des Rückenmarkes, also dem mittleren Rückenmarksgebiete zuzutheilen. Auf diese Weise gelangen wir dann zu einer genaueren Begrenzung der mittleren Rückenmarkszone, die so genau zu bestimmen bei den Ganoiden und Teleostiern eben so wenig gelingt als bei den Amphibien und Amnioten und nicht minder bei den Cyclostomen[1] und der Gattung Amphioxus.

[1] Die Abtheilung der Cyclostomen möchte ich im alten Sinne auffassen, d. h. die Myxinoiden als eine besondere Familie den Petromyzonten zwar entgegenstellen, doch nicht im M. FÜRBRINGER'schen Sinne sie gänzlich aus der Ordnung, und noch dazu unter der Bezeichnung »Distoma« ausscheiden. Dieser Autor geht viel zu weit, wenn er behauptet, dass »sich die Myxinoiden mehr

Die quergestellten Hinterhörner (*hh*) sind in dieser Gegend eben so gut erhalten wie in dem Rückenmark und auch ein feinfaseriges, dorsomediales Längsbündel, das ich früher bei den Knochenfischen (40) als »inneres Bündel der Dorsalstränge« oder besser »dorsale oder sensorische (aufsteigende) Kleinhirn-Vagusbahn« bezeichnete und das seine Lage median neben dem Septum superius hat, ist deutlich vorhanden. Wie ich von diesem Bündel mitgetheilt habe (l. c. pag. 67), befindet es sich in wohl umschriebener Form im vorderen Theile des Teleostierrückenmarkes und enden seine feineren Fasern zum Theil im oberen oder sensorischen Vaguskerne, wobei möglicherweise einzelne seiner Fasern auch »in weiter nach vorn zu gelegene verschiedene Centren« sich begaben (pag. 60). So ist es denn auch bei den Selachiern, doch möchte ich für beide Abtheilungen noch hinzufügen, dass ein Theil der Fasern aus dem Kleinhirn herrührt. Ob aber diese letzte Art von Fasern ab- oder aufsteigender Natur ist, vermochte ich nicht zu entscheiden. Es entspricht das innere Bündelpaar der Dorsalstränge seiner Lage nach vollständig den GOLL'schen Strängen der Amnioten, führt aber auch die kurzen aufsteigenden Bahnen der BURDACH'schen Stränge noch in sich.

---

und principieller von den Petromyzonten unterscheiden, als z. B. die Selachier von den Säugethieren« (20, pag. 660). Es ist ja gewiss zuzugeben, dass durch die Kiemenspaltverhältnisse während der Ontogenie, wie sie von PRICE aufgedeckt wurden, ein viel höheres Alter den Myxinoiden einzuräumen ist, als den Petromyzonten, es hieße aber gewiss die Sache einseitigerweise betrachten, falls man die gemeinsamen Eigenschaften wie Monorhinie und Nasenrachengang, Cyclostomie, das Verhalten des Rückenmarksbaues etc. als rein zufällige Ähnlichkeiten auffassen wollte. Schon vor den wichtigen PRICE'schen Befunden bezüglich der ontogenetischen Kiemenspaltenverhältnisse und besonders der Reduktion von ontogenetischen, vor den definitiven Kiemenspalten gelegenen Kiemenspalten, musste aus manchen Verhältnissen, insbesondere durch das Erhaltensein des Nasenrachenganges — natürlich nicht in dem v. KUPFFER'schen Sinne, deren Unhaltbarkeit ich nachwies (41) — ein höheres Alter den Myxinoiden den Petromyzonten gegenüber eingeräumt werden. Die höchst koncentrirten Verhältnisse, besonders in der Vorder- und Zwischenhirnregion bei den Myxinoiden, mussten schon früher eben so auf Rechnung einseitiger Entfaltung gesetzt werden, als die große Reduktion dorsaler Hirntheile bei den Petromyzonten. An dieser Ansicht änderten die PRICE'schen Befunde nur in so fern, als sie ein noch höheres Alter den Myxinoiden den Petromyzonten gegenüber einräumen.

Andererseits dürfen wir freilich auch nicht vergessen, dass die Petromyzonten das Getrenntsein von ventralen und dorsalen Nervenwurzeln noch gut gewahrt haben, während bei den Myxinoiden die Vereinigung — in Folge eines selbständigen Processes — vollzogen ist.

Der Lateralstrang (Textfig. 8 *ls*) dieser Gegend ist bei den Haien durchaus einheitlich und zeigt somit keine Differenzirung in eine innere und eine äußere Lateralbahn, wie dies bei den Teleostiern der Fall ist (39). Er wird durch ein System netzförmiger Septen von grauer Substanz der Quere nach durchsetzt und diese Septen führen eine große Zahl eingestreuter kleinerer Ganglienzellen, durch welche Umstände sich das Querschnittsbild wieder wesentlich von jenem der Teleostier unterscheidet.

Die Vorderhörner setzen sich durchaus gleichmächtig bis in die Oblongata fort (Textfig. 7 *vh*) und es kommt somit an dem Ursprunge der Postvagalnerven weder zu einer Verdickung, noch zu einer rostralwärts gerichteten Verschmälerung der Vorderhörner, was nach Fürbringer als der Ausdruck einer von vorn nach hinten erfolgenden Reduktion dieser Nerven gelten könnte, oder mit anderen Worten, es spiegelt sich innerhalb der vorderen Zellsäule der phyletische Process der Reduktion der Postvagalnerven nicht ab[1].

Bewirkt die Vorwärtsverschiebung und ein gewisser Grad der Aneinandernäherung der Postvagalnerven in der Säule der Vorderhörner auch keine direkte Veränderung, so kommt eine solche Veränderung an einem anderen Orte zwar nicht negativ doch positiv zum Ausdruck. Diese Nerven beziehen, wie überhaupt die ventralen Wurzeln von Spinalnerven, ihre Wurzelfasern nicht ausschließlich aus den Unterhörnern, sondern es gelangen solche auch aus der mittleren motorischen Zone in dieselben. Dies lässt sich an Golgi'schen Präparaten gut demonstriren und ich bildete zwei solcher Weise geschwärzter Zellen ab (Textfig. 7), von denen die eine aber aus dem Vorderhorne (*vh*) stammt, und nur die andere aus der unpaaren grauen

[1] Der allgemeinen Gültigkeit dieses Satzes gegenüber ließe sich vielleicht einwenden, dass eine solche rostralwärts gerichtete Verschmälerung der Vorderhornzellsäule bei denjenigen Selachiern, bei denen eine größere Zahl von Postvagalnerven vorkommt, und darum der Process der von rostralwärts nach caudalwärts gerichteten Rückbildung vollkommener zum Ausdruck gelangt, doch möglich wäre. Ich besitze hierüber keine eigenen Beobachtungen und auch aus Fürbringer's Äußerung ist es nicht zu entnehmen, ob ihm direkte Beobachtungen vorlagen oder seine Annahme bloß auf Vermuthung beruht. Ich glaube aber immerhin, dass es sich auch bei den Notidaniden bezüglich dieses Punktes so verhalten wird, wie bei Scyllium, besonders wenn ich es mir vergegenwärtige, wie weit nach vorn zu nach Miklucho-Maklay (63) die ersten Postvagalnerven bei den Notidaniden verschoben sind. Denn außer diesem Nerven dient diese Zellsäule auch noch anderen Nerven (Vagus) hier zum theilweisen Ursprunge; es hat bereits eine starke Zusammenschiebung stattgefunden und die Ursprungsgebiete sind nun vermengt.

Masse (Textfigg. 7, 8 *v*), etwas lateralwärts von dem hinteren Rande des mittleren Vaguskernes (*mk*), und oberhalb von demselben. Von dieser Stelle aus zieht, wie dies natürlich nur an Tinktionspräparaten festzustellen ist, ein lockeres Bündel von Wurzelfasern (Textfig. 7) in die Wurzel der Postvagalnerven. Diese Wurzelfasern durchsetzen fast senkrecht die Vorderhörner, wobei auch viele dort entspringenden Wurzelfasern sich ihnen beigesellen. Außer den angeführten Wurzelfasern gelangen solche noch aus dem lateralen Strange in die Postvagalnerven. Diese stammen entweder aus den Strängen selbst, und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie ich den Ursprung von peripheren Achsencylindern aus diesen Strängen bei den Knochenfischen erörtert habe (40), oder aber sie reichen weit hinauf bis in die mittlere Rückenmarkszone (*mh*). Von hier aus sieht man zahlreiche kleinere vertikale Faserbündel bis an die Nervenwurzel gelangen; besonders sind es einige mehr median gelegene Bündel (Textfig. 8 *f*), die umlagert von Ganglienzellen und grauer Substanz, den beiden letzten Postvagalnerven Ursprungsfasern aus jener mittleren Zone zuführen.

Diese vertikalen Wurzelfasern ordnen sich, wie schon erwähnt, für jeden der beiden hinteren Postvagalnerven zu je einem lockeren Bündel an, fehlen aber für den nächst vorwärts verschobenen ersten Postvagalnerven (Textfig. 7) gänzlich.

B. Die Vagusgruppe.

Hier möge des Weiteren das ventrale Verhalten der Vagusgruppe so weit erörtert werden, als mir dies als Ergänzung für meine frühere ausführliche Mittheilung hierüber bei den Knochenfischen (40) wünschenswerth erscheint. Kurz mögen hier meine diesbezüglichen Resultate aus jener Mittheilung somit in dieser Weise angeführt werden.

Wenn wir die drei morphologischen[1] Längszonen des Rückenmarkes, die dorsale, mittlere und ventrale, getrennt von einander, jede für sich betrachten, so sehen wir bei Salmo, dass die oberen Hörner als ein Theil der dorsalen Zone bereits hinter der hinteren Vaguskommissur und somit hinter der Rautengrube sich auflösen und dass auch die aufsteigende Kleinhirn-Vagusbahn, so weit

[1] Zum Unterschiede von den ontogenetischen Längszonen, auf die ich noch zurückkommen will.

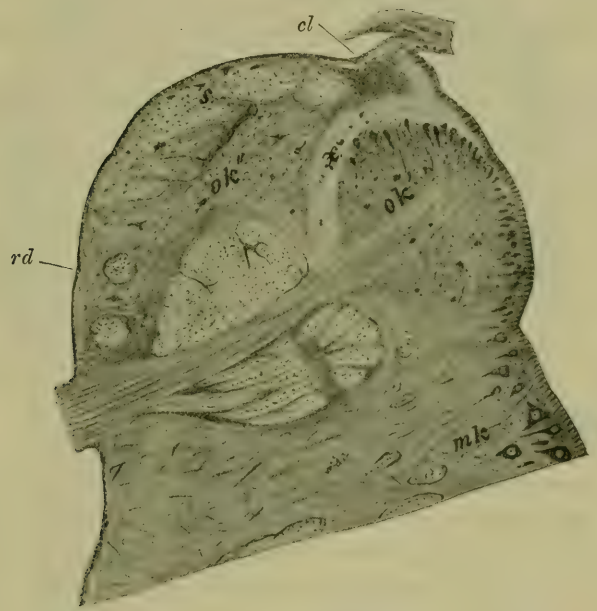
ihre Fasern keinen weiteren oralwärts gerichteten Weg einzuschlagen haben, diesen Process eingehen. Es ist auch anzunehmen, dass die für den Vaguskern bestimmten Verbindungsfasern, wie wir es oben sahen, zum Theil auch in den anderseitigen oberen Vaguskern gelangen. Die aus diesem Bündel weiter oralwärts sich fortsetzenden Längsfasern gruppiren sich innerhalb des Vagusgebietes mit anderen, innerhalb des dorsalen Vaguskernes entstandenen Fasern und mit solchen Fasern, die noch aus der übrigen dorsalen Rückenmarkszone hierher gelangen, zu einem kompakten Längsbündel, das ich in meiner Arbeit über den Vagusursprung unter der Bezeichnung dorso-laterale Längsbahn aufführte. Sie zieht, inmitten des dorsalen Vaguskernes gelegen (Textfig. 9 *rd*), nach vorn, senkt sich dann in der vorderen Vagusgegend allmählich ventralwärts und kommt hier unter die Ausstrahlung des inneren ventro-dorsalen Querstranges (Textfig. 10 *ivds*) zu liegen. Endlich gelangt sie noch weiter nach vorn unter die mittlere Facialiswurzel und erreicht in dieser ventro-lateralen Lage, wie wir dies weiter unten noch ausführlicher sehen werden, die vordere Trigeminuswurzel und biegt mit dieser und ihrem größten Theil nach außen.

Die drei über einander liegenden Rückenmarkszonen erhalten sich bis in das vorderste Ende der Rautengrube und prägen sich selbst an der Oberfläche derselben sehr deutlich aus. Zu mittelst sind es die beiderseitigen Vorderstranggrundbündel, die in Form zweier schmaler Längsleisten in die Rautenhirnhöhle ventralwärts vorspringend, welche die innere Begrenzung der ventralen Zone (Figg. 3, 4 *fp*) vorstellen. In dieser Form wurden sie von den älteren Autoren als Eminentiae teretes aufgeführt. Hierauf folgt jederseits lateralwärts in Form einer etwas rinnenförmigen Vertiefung, Gorono-witsch's Vorderhornrinnen, die innere Begrenzung der mittleren Zone (*mk*) und dann, nach dorsalwärts, abermals je in der Form einer Längsleiste, die innere Begrenzung der dorsalen Zone (*dz*), auf die dann dorsalwärts, aber erst mit Ende der Vagusgegend beginnend, die von Goronowitsch als Cerebralleiste (Textfigg. 10 u. Figg. 1 bis 4 *cl*) benannte caudalwärtige, auf die lateralen oberen Ränder der Oblongata sich erstreckende paarige Fortsetzung des Kleinhirns folgt.

An der dorsalen Zone (Textfig. 9 *ok'* + *ok''*), die ich in der Vagusgegend den dorsalen Vaguskern nannte, entstammen, sowohl aus dem Nervennetz als auch aus eingestreuten kleinen Ganglienzellen und aus den dem Ependym schichtweise angelagerten kleinen Ganglienzellen, die sensorischen Vagusfasern, doch treten

auch aus der dorso-lateralen Längsbahn solche Fasern in die Vaguswurzel. An dem vorderen Ende der Vagusgegend erfolgt innerhalb des oberen Vaguskernes in so fern eine gewisse Differenzirung, als ein vom Ependym, und zwar von der Stelle zwischen der oberen Zone und der Cerebralleiste, aus, von oben nach außen und unten liegende neurogliale Leiste (Textfigg. 9, 10 *x*) den Kern in einen äußeren (Textfig. 9 *ok''*) und einen inneren Theil (*ok'*) abgrenzt. Der innere Theil hat eine im Querschnitt ovale Form und erstreckt sich, allmählich sich verjüngend, nach vorn (Textfig. 10) bis weit in die

Fig. 9.



Querschnitt aus der vorderen Vagusgegend von Salmo fario.

Acustico-Facialisgegend, ja sogar in die Trigeminusgegend hinein (Figg. 3, 4). Er wird von innen und oben von einer corticalwärts gelegenen kleinzelligen Ganglienzellschicht, die innen der Ependymschicht fest anliegt und oben unter dem neuroglialen Septum lagert, theilweise umgeben. Aus ihm entspringt außer einem Theil der dorsalen Vaguswurzel weiter nach vorn die mittlere Facialiswurzel, und noch weiter rostralwärts der obere mittlere (innere) Ramus ascendens des Quintus. Aus diesen Gründen nannte ich ihn das sensorische Oblongatagebiet, doch da dieses Gebiet ein viel umfangreicheres ist, möchte ich ihn jetzt als einen Theil

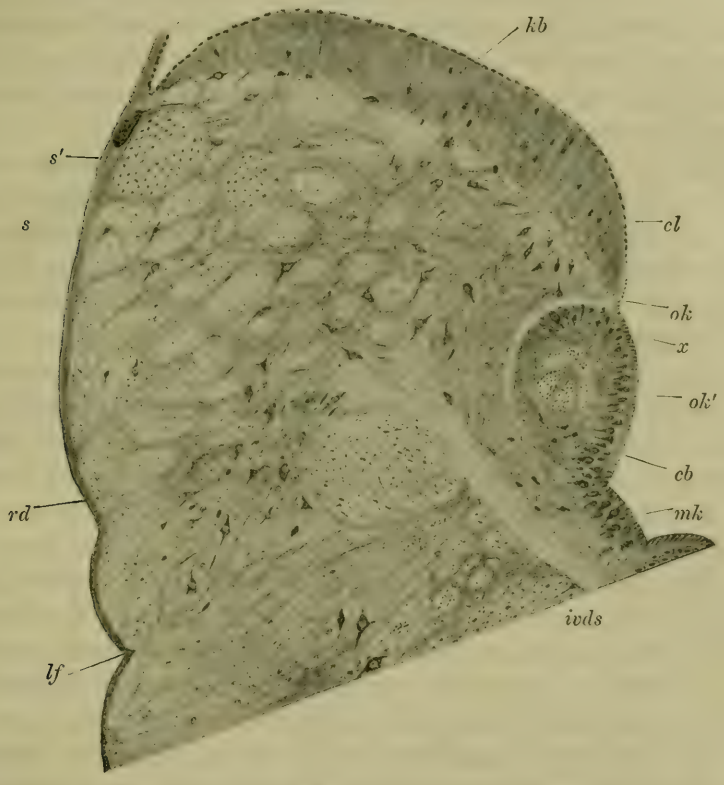
desselben das innere sensorische Oblongatagebiet nennen. So weit es bloß in dem Vagusgebiete liegt und dem Vagus zum Ursprunge dient, kann es als innerer Theil des dorsalen Vaguskernes gelten. Was das innere sensorische Oblongatagebiet betrifft, so befinde ich mich bezüglich des Thatbestandes in vollstem Einverständnis mit Goronowitsch's Angaben. Ich zähle nach eigener Erfahrung jetzt die Lobi vagales der Haie und solcher Ganoiden, bei denen ähnliche Bildungen bestehen, nachdem ich einen mittleren Vaguskern bei Scyllium feststellen konnte, zu dem sensorischen Gebiete, und zwar zum inneren sensorischen Oblongatagebiet. Obgleich nun für dieses Gebiet Goronowitsch keinen Namen gab, so hat er dessen Bedeutung richtig erkannt, was aus seinen folgenden Worten hervorgeht. »Die graue Substanz der Lobi vagales ist als Centrum, aus welchem die Hauptkomponenten der sensorischen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und . . . . auch anderer Nerven sich sammeln, zu betrachten. Demnach bezeichnet der Terminus lobi vagales die volle Bedeutung dieser grauen Substanzgebilde nicht« (35, pag. 5). Freilich theile ich diese Auffassung nur in so fern, als das ganze innere sensorische Oblongatagebiet verstanden wird, nicht aber in so fern, wie von Goronowitsch die eigentlichen Lobi vagales verstanden werden, denn aus letzteren entstehen bloß Vagusfasern und nur aus der rostralwärtigen Fortsetzung der Knotenreihe entspringen Wurzeln für den Facialis etc.

Aus dem äußeren Theil des dorsalen Vaguskernes, der aber viele kleine eingestreute Ganglienzellen enthält, entstammt der übrige Theil der sensorischen Vaguswurzel, doch fangen bereits gegen das vordere Ende des Vagusgebietes sich Längsbündel an zu konstruiren (Textfig. 9 *s*), die noch weiter nach vorn zu (Textfig. 10 *s'*) mächtige, ganz lateral gelegene Längsstränge vorstellen und den äußeren oberen Ramus ascendens quinti bilden. In seinem ganzen Umfange, also auch den sensorischen Acusticus- und Trigeminuskern in sich enthaltend, bezeichne ich dieses Gebiet als das äußere sensorische Oblongatagebiet. Ich denke nicht irre zu gehen, wenn ich annehme, dass Goronowitsch dieses innere sensorische Oblongatagebiet als dorso-lateralen Strang bezeichnet, was wohl nur wegen der in demselben sich vorfindenden Längsfaserbündel geschehen konnte. Die Beschreibung der Bauverhältnisse bei dem Vagusursprung, noch weiter unten aber jener des rostralwärtigen Abschnittes dieses Oblongatatheiles, möge meine Benennung rechtfertigen.

Die mittlere Zone differenzirt sich in einer mannigfaltigeren

Weise innerhalb der Oblongata und somit auch in dem Vagusgebiet als die dorsale. Vor Allem entwickelt sich aus einer Zellgruppe der Unterhörner, die am Centralkanal gelagert (diese ursprüngliche Lagerung ist aber innerhalb des Rückenmarkes nur noch schwach angedeutet [Salmo] und, so viel bisher bekannt, nur noch bei den

Fig. 10.



Querschnitt aus der Gegend zwischen Vagus und Acusticus der Oblongata von Salmo fario.

Plectognathen, wo ich sie als die innere Zellgruppe des Rückenmarkes aufführte [42, Figg. 4—6 *zz*], erhalten), der mittlere Vaguskern, welcher in Goronowitsch's Zwischenzellenreihe fällt[1]. Aus

[1] Die Rinne, welche lateral von den hinteren Längsbündeln (Fasciculus longit. post.) entlang des ganzen Rautengrubenbodens verläuft, wird von Goronowitsch (34, 35) mit vollem Recht als die Grenze für das Vorderhorn betrachtet. Die nun oberhalb dieser Rinne gelegene, unserem mittleren Oblongatagebiet angehörige Zellreihe, welcher auch der mittlere Vaguskern angehört, wird von Goronowitsch als »Zwischenzellen« bezeichnet.

ihm bildet sich zum Theil der motorische Abschnitt der Vaguswurzel, doch entsendet der Kern der einen Oblongatahälfte auch Achsencylinder in die anderseitige Wurzel. Durch Netzfortsätze der Zellen steht ferner jeder dieser Kerne mit entlegeneren Gebieten, so mit der dorsalen als auch mit der ventralen Zone beider Oblongatahälften in Zusammenhang, und es gelangen aus ihm Achsencylinder sogar in die ventro-laterale Längsbahn derselben wie auch der entgegengesetzten Oblongatahälfte. Ferner bezieht der Vagus auch zahlreiche Wurzelfasern aus der inneren und der äußeren Lateralbahn, welche Differenzirungen der Lateralstränge des Rückenmarkes darstellen.

Was die Ausdehnung des mittleren Vaguskernes betrifft, so beginnt er gleich hinter der Rautengrube, wo die beiderseitigen Kerne (Figg. 33, 34 *mk*) von der hinteren Vaguskommissur mit einander verschmelzen (*c.v*) und erstrecken sich bis zum Abgange des Glossopharyngeus (*IX*), der an dieser Stelle sein mittleres Bündel aus ihnen bezieht. Hier geht der Kern kontinuirlich in die mittlere Kernzone des Trigeminus (*mk'*) über, doch ist die Grenze durch das plötzliche Aufhören der großen Zellen des mittleren Vaguskernes gekennzeichnet. Da außerdem auch das bereits erwähnte gliale Septum sich hier befindet (Fig. 33 *x*), so ist hierdurch auch dorsalwärts das Vagusgebiet nach vorn zu einigermaßen markirt.

Obgleich der mittlere Vaguskern sowohl durch die Form als auch durch die specielle Natur gegen Tinktionsmittel seiner Zellen ein wohl differenzirtes Gebilde ist, so ist er von dem Unterhorne, das hier den ventralen Vaguskern darstellt, nicht abgegrenzt. Durch kleinere Ganglienzellen werden die beiden Zellsäulen mit einander verbunden. Dieser ventrale Vaguskern giebt einer großen Zahl von peripheren Vagusfasern den Ursprung. Eben so gelangen auch aus den Vorderstranggrundbündeln derselben, sowie auch aus der entgegengesetzten Seitenhälfte Wurzelfasern in den Vagus. Von diesen Fasern müssen wir annehmen, dass sie unter sich sowohl ab- als auch aufsteigende Fasern enthalten, die aber stets aus dem ventralen Vorderhorngebiete ihren Ursprung nehmen. Dann erhält der Vagus noch Fasern aus dem Kleinhirn.

Das spinale Vagusganglion liegt auf jeder Seite der Oblongata bei dem adulten Thiere fest an und zeigt gewisse Differenzirungen. In meiner citirten Vagusarbeit habe ich auch darauf hingewiesen, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die spinalen Nerven und auch die metameren Hirnnerven ursprünglich, entsprechend dem sensori-

schen und den beiden motorischen Kernen, jederseits mit drei äußeren Wurzeln das Centralorgan verließen, und dass somit die Vereinigung der beiden primären motorischen Wurzeln erst sekundär erfolgen musste. Diese Annahme wird zur Zeit nur durch zwei Befunde gestützt, die jedoch meines Ermessens nach in Anbetracht der drei Zonen im metameren Centralorgan genügen dürften. Erstens habe ich darauf hingewiesen, dass nach BURCKHARDT (12) bei Protopterus der Vagus mit drei über einander gelegenen äußeren Wurzeln die Oblongata verlässt und zweitens, dass bei dem Hecht ausnahmsweise ein vorderster Rückenmarksnerv, entsprechend dem ventralen und lateralen motorischen Ursprungsgebiet, zwei über einander gelegene, von einander völlig getrennte Wurzeln besitzt, und somit der Nerv in diesem Falle das Rückenmark mit drei Wurzeln verlässt.

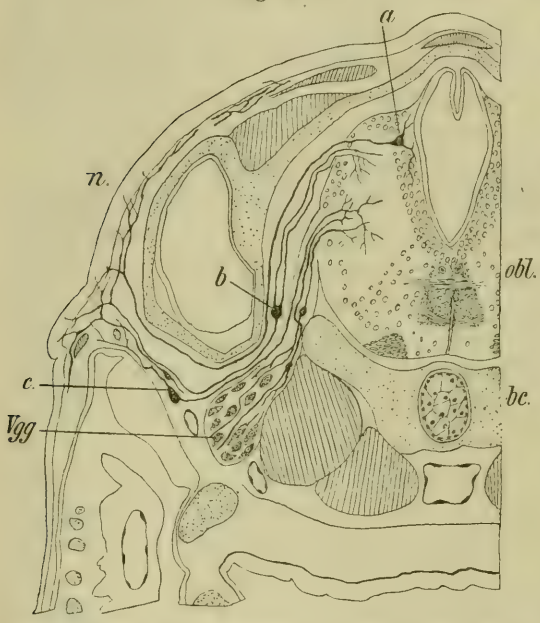
Dieses allgemeine Bild erachte ich für genügend, um ihm noch einige Ergänzungen anzufügen; die Einzelheiten sind, so weit sie im Laufe der Beschreibung nicht berücksichtigt werden, aus meiner citirten Arbeit zu ersehen. Diese Verhältnisse sind bei den Selachiern ganz ähnlich wie bei der Forelle. Durch die Unkenntnis der diesbezüglichen Verhältnisse bei den Selachiern und durch die Angaben ROHON's irre geleitet, war ich früher geneigt, die sogenannten Lobi vagales der Autoren für die mittleren Vaguskerne zu halten. Wie aus dem Vergleich hervorgeht, entsprechen aber die »Lobi vagales« der Haie (Textfig. 13 *ok'*) dem äußerlich nicht differenzirten inneren Abschnitt des oberen oder sensorischen Gebietes der Forelle (Textfig. 10 *ok'*). Der ganze mittlere Vaguskern (*mk*) des Scyllium liegt auf gleicher Stelle wie bei Salmo.

Hier möchte ich noch Einiges bezüglich der Ursprungsverhältnisse des »Ramus dorsalis vagi« der Forelle mittheilen, und das lediglich aus dem Grunde, da es mir gelungen ist, dort einige Befunde von allgemeinster histologischer Bedeutung zu machen.

Bei sechswöchentlichen Individuen der Forelle (speciell Salmo irideus) sind zahlreiche Strukturverhältnisse innerhalb des Centralnervensystems noch nicht zum Entwicklungsabschluss gelangt; so ist die Zellschicht um die Rautengrube herum noch nicht zur vollen Differenzirung gekommen, und es liegen Ganglienzellen und Neurogliazellen, eine einzige dicke Zelllage bildend, gleichmäßig neben einander. Aber abgesehen von der noch mangelhaften Markscheidenbildung (nur die Ventralstränge und der dorsalste, den Dorsalsträngen anliegende Theil der Lateralstränge, beziehungsweise Lateralbahnen,

besitzen im Rückenmark und Hirn in dieser Zeit bereits Scheiden), sind auch innerhalb der übrigen Ganglienzellschichten die Differenzirungsprocesse noch nicht abgeschlossen. Es braucht noch einige Zeit, bis die Larve ihre histologischen Processe definitiv beendigt, worauf ich übrigens schon vor einiger Zeit diejenigen Forscher, die sich ausschließlich mit der Histologie der Fischlarven, vielfach aber sogar bloß mit der der Embryonen sich begnügten, aufmerksam gemacht habe (44). Es sind aber auch sonst noch Zustände am Nervensysteme vorhanden, die auf ursprünglichere Einrichtungen hinweisen. Speciell für unser Thema ist es von Interesse, dass das Vagusganglion (Textfig. 11 *Vgg*) bezüglich seiner Lage noch lebhaft an die Einrichtungen der Haie erinnert. Während nämlich bei dem adulten Thiere die beiden Portionen des Vagusganglions ganz fest der Oblongata anlagern (39), ist dieses Einbezogenwerden derselben in das Cranium bei diesen jugendlichen Individuen noch nicht erfolgt und die beiden Portionen liegen noch, ähnlich wie wir es weiter oben bei dem adulten Scyllium gesehen haben, zum Theil im Austrittskanal, zum Theil sogar außerhalb desselben. Erst später (genau kann ich die Zeit nicht angeben) rücken die Ganglienportionen nach innen.

Fig. 11.



Querschnitt durch die Vagusgegend eines ganzen sechs Wochen alten Salmo iridens (zum Theil Golgi'sches Präparat).

Der dorsale Vagusast ist, wenigstens bei sechswöchentlichen Forellen, keine eigentliche Abzweigung des Vagus, sondern ein selbständig aus der Oblongata oberhalb der vorderen Vagusportion abgehender Nerv, der aber doch nicht als solcher aufgefasst werden kann, da aus dem Vagusbündel Fasern in denselben übertreten

(Textfig. 11 *c*). Später dürfte auch die völlige Verschmelzung mit dem Vagusstamm erfolgen und es wäre möglich, dass dann der obere, etwas vom Hauptganglion abgegrenzte Abschnitt, wie ich ihn in meiner Vagusarbeit (39) für die adulte Forelle beschrieben habe, dem Ganglion des dorsalen Astes entsprechen würde, der dann ähnlich dem Hauptganglion in das Cranium einbezogen ward. Es fehlen mir hierüber weitere Erfahrungen.

Schon innerhalb des Hauptganglions schwärzen sich einzelne Ganglienzellen; so habe ich von solchen zwei abgebildet, welche einen ihrer Fortsätze centralwärts in die Oblongata entsandten, wo sich dieselben zwischen dorsaler und lateraler Zone in das centrale Nervennetz auflösten. Der oppositipole Fortsatz dieser Zellen ward zur peripheren Faser, zuvor noch einen Netzfortsatz in das spinale Vagusganglion abgebend. Solche Netzfortsätze habe ich auch in dem Vagusganglion des adulten Thieres beschrieben und abgebildet (39)[1]. Der dorsale Vagusast besitzt kein kompaktes Ganglion, sondern die Ganglienzellen liegen locker hinter und neben einander. Es sind solche bereits beim Eintritt des Nerven in den Austrittskanal vorhanden, andere liegen am Ausgange des Kanals, recht nahe an der Kopfhaut, wohin sich ja die einzelnen Fasern des dorsalen Astes als zu ihrem Endgebiete begeben. Ich habe eine Zelle abgebildet, deren centraler Fortsatz aus dem großen Vagusstamme bis in die Endverästelung des dorsalen Astes (Textfig. 11 *c*) und durch den Vagusstamm bis in die Oblongata verfolgbar war, wo er in derselben Gegend wie die eben beschriebenen centralen Nervenfortsätze sich in seine Endäste auflöste. Peripherwärts entsandten die Zellen einen kurzen Fortsatz, der in dem subepithelialen Netz (*n*), das durch die peripheren Fortsätze der übrigen Ganglienzellen des dorsalen Vagusastes gebildet wird, auflöste. Eine andere Ganglienzelle, die schon ganz dem dorsalen Aste angehörte (*b*), lag noch intercranial und entsandte einen kräftigen peripheren Fortsatz in das oben genannte subepitheliale Netz (*n*), während ihre zwei anderen schwächeren, einzeln aus dem Zellkörper abgehende centrale Fortsätze in den dorsalen Abschnitt der Oblongata gelangten, um sich

[1] Während des Erscheinens meiner Arbeit über den Vagusursprung erschien eine ausführliche Abhandlung Dogiel's (15), in welcher der Nachweis dafür erbracht wird, dass auch innerhalb der sympathischen Ganglienknoten die Ganglienzellen zahlreiche Netzfortsätze abgeben, die dort ein »dichtes Geflecht« bilden. Es kommt also, wie dies ja vorauszusehen war, ein Nervennetz auch innerhalb der peripheren und spinalen Ganglien vor.

dort aufzulösen. Von fundamentaler Bedeutung war das Verhalten einer anderen, ganz central in der Oblongata gelegenen Zelle. Dieselbe (*a*) lagerte ganz dorsalwärts in der Zellschicht um die Rautengrube herum. Zwei kleinere von seinen Fortsätzen verästelten sich innerhalb der Zellschicht, während der periphere Fortsatz, in die Bahn des dorsalen Vagusastes gelangend, mit diesem den Austrittskanal passirte und sich dann in dem subepithelialen Nervennetz verzweigte, wobei seine Endäste bis hinein in das Epithel gut geschwärzt waren. Es ist somit in diesem Falle wohl zum ersten Male der sichere direkte Nachweis dafür erbracht, dass eine innerhalb des centralen Nervensystems aus einer Ganglienzelle entspringende Nervenfaser peripherwärts zur sensibelen Endigung wird, dass mit anderen Worten es auch sensibele Fasern giebt, die centralwärts aus Ganglienzellen entstehen können.

Wenn man die von mir nach bloß zwei Golgi'schen Präparaten zusammengestellte Abbildung genau ins Auge fasst, so erhält man wohl den Eindruck, wie wenn thatsächlich das Einwandern von peripheren Ganglienzellen in das Centralorgan so zu sagen ad oculos erfolgen würde. Es ist ja aus theoretischen Gründen annehmbar, das so etwas im Laufe der Phylogenie thatsächlich stattgefunden hat, und zwar sowohl in dem sensorischen als auch in dem motorischen Gebiete, denn sonst wäre ja eine Entstehung eines Centralnervensystems aus einem diffusen Verhalten undenkbar, und so mag es denn auch gekommen sein, dass ein Theil der sensorischen Ganglienzellen bereits eingewandert ist.

Bezüglich des Glossopharyngeus-Ursprunges hätte ich meinen früheren Angaben weiter nichts beizufügen, als dass der Wurzeltheil aus der mittleren Zone bei Scyllium recht ansehnlich ist. Wie ich dies bereits mitgetheilt habe (39), ist sonst der Ursprung dem der Vaguswurzeln in allen Einzelheiten gleich und es kommt eben so wenig zur morphologischen Specialisirung eines ventralen als eines mittleren Kernes, denn solche stellen sich bei der Forelle erst mit Beginn des Acustico-Facialis-Ursprungsgebietes, wie wir dies weiter unten sehen werden, ein.

C. Nervus lateralis.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die erste äußere Wurzel des Vagus auch bei den Selachiern (Figg. 51, 52 *N.L*) die mächtigste

ist. Es wird auch angenommen, dass sie der Ramus lateralis vagi sei.

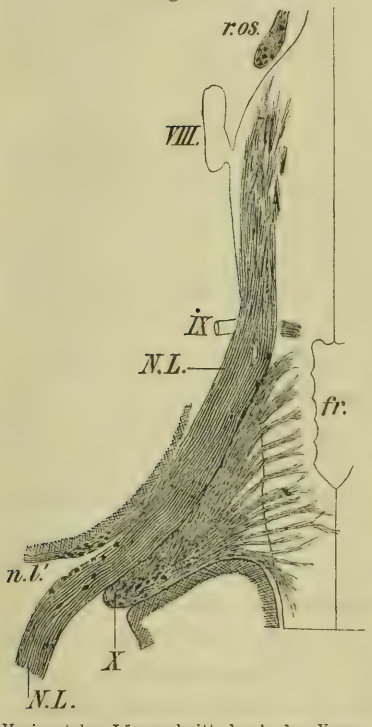
Nach Stannius (82) besteht die erste schwächere Portion des Vagus bei den Knochenfischen stets aus einem Bündel und verlässt die Oblongata etwas höher wie die hintere, viel mächtigere Portion. Estere ist bei Cyclopterus und den Plectognathen gleich wie bei Acipenser und den Selachiern von verhältnismäßig geringerer Dicke und besteht überall aus »breiten Primitivröhren mit dunkeln doppelten Kontouren«. Ihren Ursprung nimmt sie, wie dies Stannius für Acipenser, Raja und Spinax festzustellen vermochte, aus dem Corpus restiforme, also aus der nächsten Nähe des Ursprunges der »beiden hinteren Wurzeln des Trigeminus«.

Beide Wurzelportionen des Vagus verlassen durch eine gemeinsame Öffnung die Schädelhöhle und nur einmal fand Stannius bei Salmo salar, dass die sonst einheitliche Austrittsöffnung durch eine Knochenbrücke in zwei getheilt war. Während des gemeinsamen Austrittes kreuzen sich die beiden Vagusportionen, indem die erste vor die zweite tritt und »nach dem Austreten aus der Schädelhöhle mehr nach oben liegt«. Obgleich die Hauptmasse beider Wurzelportionen unvermischt bleiben soll, so findet doch bei den Teleostiern ein Übergang von Fasern aus der zweiten Wurzelportion in die erste statt. Die zweite Portion soll bald nach dem Austreten aus der Schädelhöhle eine einzige größere oder mehrere kleinere, ganglióse Anschwellungen bilden, doch nimmt daran die erste Wurzel keinen Antheil, obgleich sie auch ein solches Ganglion besitzen kann. In diesem Ganglion der ersten Wurzelportion liegen die großen Ganglienzellen den dicken Nervenfasern eingeschaltet und sind somit bipolar. Die erste Wurzelportion wird zum Seitennervensystem, die zweite zum einheitlichen »N. vagus oder N. branchointestinalis«. Sowohl nach Mayser als auch nach Goronowitsch soll der N. lateralis zwei Wurzeln besitzen, doch blieben mir die Angaben des Ersteren völlig unverständig. Nach Goronowitsch würde die beträchtlich stärkere absteigende Wurzel möglicherweise aus dem Kleinhirne stammen. Ich habe von einer aufsteigenden Wurzel nie etwas gesehen und muss sie für Scyllium, wo ja die Verhältnisse ungemein klar sind, entschieden in Abrede stellen.

Bezüglich des Verhaltens der beiden Wurzeln zu einander, sind nach meinen eigenen Untersuchungen die Verhältnisse bei Scyllium ursprünglicher als bei den Teleostiern, für die ich die Forelle anführen will. Bei Scyllium stellare konnte ich ohne die geringste

Schwierigkeit sowohl an Quer- als auch an horizontalen Längsschnittserien feststellen, dass der Nervus lateralis (Textfig. 12 *NL*) nicht aus dem Vagusgebiet entspringt, aus diesem Gebiet nicht eine einzige Faser bezieht, sondern dass er seinen Ursprung aus dem Gebiete des Acustico-Facialis (*VIII*) und Trigeminus (*r.os*) nimmt. Es ist hier eine Verwechselung auch an tingirten Querschnittserien völlig ausgeschlossen, da, wie ja hierauf auch Stannius aufmerksam machte, das auch sonst sehr kompakte Bündel aus auffallend breiten und blassen marklosen Fasern besteht, die innerhalb der Oblongata, abgesehen von der Kompaktheit des Bündels, von allen Längsbündeln sich scharf abheben.

Fig. 12.



Horizontaler Längsschnitt durch den Vagus und dessen Austritt bei Scyllium, zugleich den Verlauf des N. lateralis demonstrirend (nach einer Serie kombinirte Abbildung).

Innerhalb der Oblongata, wohin sich das Bündel des N. lateralis etwas vor dem Austrittt des Glossopharyngeus (*IX*) versenkt, zieht es in der oberen oder der sensorischen Zone derselben gelegen, rostralwärts. Hier liegt es im oberen Theil des äußeren Abschnittes (Textfig. 13 *N.L*) und somit oberhalb von der dorsolateralen Längsbahn (*rd*), die bei Scyllium gleich von seiner Koncentrirung an, unterhalb der austretenden Vaguswurzeln liegt. Von diesem wird lateralwärts das Bündel des N. lateralis durch viele neben einander lagernde, doch von einander getrennte Längsbündel geschieden und medianwärts trennt beide von einander der innere ventro-dorsale Querstrang (*ivds*), sowie ein diesen kreuzendes, vertikales Bündel, das aus dem Lobus trigemini (*l.trg*) sich nach unten und außen begiebt, um dann als Längsstrang mit anderen gleichartigen Bündeln sich in den Trigeminus zu begeben. In dieser Lage, doch nicht in gleicher Kompaktheit erreicht das Bündel des N. lateralis die Acustico-Trigeminusgegend. Etwas vorher schon wird er jedoch locker und zwischen

seinen Längsfasern befinden sich kleine Ganglienzellen, ähnlich denen, die innerhalb des äußeren Abschnittes der oberen Zone der Oblongata überall sich vorfinden. Es geht das Bündel hier pinselförmig aus einander und man erkennt zum Schlusse nur noch einzelne seiner weit aus einander liegenden Fasern, bis zum Schlusse auch diese verschwinden.

Somit wäre dafür, wenn auch nicht direkt, der Nachweis erbracht, dass der N. lateralis aus der Acustico-Trigeminusgegend entspringt, was freilich nach den besonders von STANNIUS über diesen Nerven bekannt gewordenen Verhältnissen nichts Überraschendes ist.

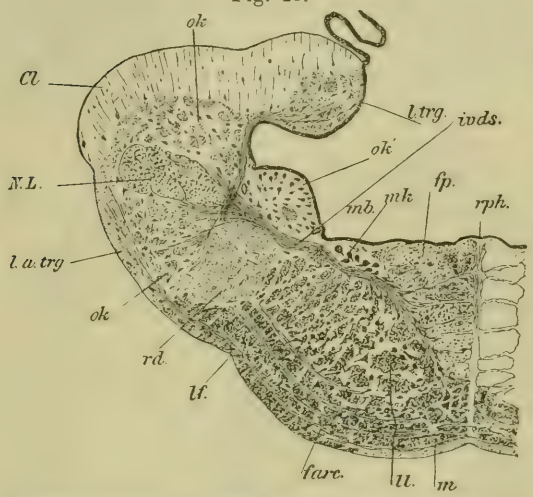
Die Art und Weise, wie die Fasern dieses Nerven hier entspringen, vermochte ich leider nicht festzustellen, doch da sie aus der oberen Zone der Oblongata entstehen, so könnte man bloß drei Möglichkeiten diesbezüglich gelten lassen. Nach den gegebenen Verhältnissen können sie entweder direkt aus den dort sich befindenden kleinen Ganglienzellen oder aus jenen, den aus der Kleinhirnrinde gleichgestalteten Nervenzellen entstammen, zum größten Theil aber aus dem centralen Nervennetze sich konstruiren. Für letztere Annahme würde vor Allem der Umstand sprechen, dass der N. lateralis ein peripheres Ganglion besitzt. Befremden darf es freilich nicht, dass so breite Fasern aus kleinen Ganglienzellen entstehen, denn wie ich es im Rückenmarke der Knochenfische fand (40), geben manchmal auch in dem motorischen Gebiete kleine Zellen breiten Fasern den Ursprung. Da es sich jedoch hier um einen ausgesprochen sensorischen Nerven handelt, ist die Annahme doch zulässiger, dass wenigstens die größere Zahl der Fasern aus dem centralen Nervennetze stammt oder, um mit der modernen Nervenschule zu sprechen, würden die meisten Fasern des N. lateralis ihren Ursprung aus den großen peripheren Ganglienzellen des peripheren Ganglions nehmen und würden sich mit ihrem sehr langen centralen Fortsatze im centralen Netze der Oblongata auflösen.

Nachdem der N. lateralis sich aus der Oblongata begeben, legt er sich den zwei ersten und mächtigsten Vaguswurzelbündeln fest an und bildet so mit ihnen die »vordere, schwächere Portion« des Vagus. Besonders ist es die erste Wurzel des Vagus, die sich dem N. lateralis von unten[1] fest anlagert, ohne jedoch ihre Fasern mit jenen des N. lateralis zu vermengen. Bezüglich dieser Anlagerung

[1] In den Figuren, besonders aber in der Textfig. 12, ließ sich dies der Deutlichkeit halber nicht gut wiedergeben.

giebt es aber alle denkbaren Möglichkeiten bei verschiedenen Individuen und ich habe auch Fälle gesehen, in denen auch die erste Vaguswurzel dem N. lateralis nur von hinten und dann nicht sehr fest (Figg. 51, 52) anlagerte.

Fig. 13.



Querschnitt durch die Oblongata von Scyllium, etwas vor dem Abgang der ersten Vaguswurzel.

Da nach dem Austreten aus der Oblongata der N. lateralis ein von lateral- nach medianwärts abgeplatteter Strang ist, kann von oben betrachtet seine Mächtigkeit unterschätzt werden; in Wirklichkeit ist er ein ansehnliches Bündel. Er lagert dem nun einheitlichen Vagusstamm von vorn zu ganz fest an (Textfig. 12) und durchsetzt als ein mit diesem scheinbar einheitlichen Stamm den bekanntlich recht langen Austrittskanal des Vagus[1]. Aber weder innerhalb des Craniums, noch im Vaguskanal findet ein Faseraustausch zwischen dem N. lateralis und dem Vagus statt, sondern beide liegen ganz fest an einander. Dies lässt sich wegen den verschieden dicken Fasern der beiden Nervenbündel recht gut feststellen.

Am Ende des Vaguskanales, also sofort nach dem Austreten des Nerven, sinkt bekanntlich der Vagusstamm in die Tiefe, an welcher Stelle auch das äußerlich unkenntliche Vagusganglion liegt (Textfigur 12). Hier, vor dem Vagusstamm gelegen, giebt der N. lateralis einen feinen, doch mit selbständigem Ganglion versehenen Ast nach vorn zu ab (*nl*). Von dieser Abzweigungsstelle an befinden sich auch jene bereits von Bidder (9) beschriebenen großen Ganglienzellen den breiten Fasern eingeschaltet, ohne dass es jedoch zu einer gangliösen Anschwellung käme.

Die einzelnen Fasern des N. lateralis sind nicht bloß durch

[1] Dieser wurde auf Textfig. 12 etwas zu kurz und der Deutlichkeit halber um ein Sechstel zu breit gezeichnet.

ihre Breite (0,12—0,14 mm), sondern auch noch durch einen anderen histologischen Umstand höchst charakteristisch. Sie besitzen ein recht dünnes kernreiches Neurilemm (Fig. 6), das sich aber nur undeutlich von der Nervenfaser abhebt und durch die von mir angewandte übliche Karmintinktion keine intensivere Färbung erfährt. Die Nervenfaser besitzt einen größeren inneren, mehr oder weniger homogen erscheinenden Kerntheil, der von einem schmalen vertikal gestrichelten Corticaltheil umgeben wird. Hierdurch gewähren die runden Fasern im Querschnitt ein höchst charakteristisches Bild. Ich begnüge mich hier damit, auf diese Struktureigenthümlichkeit hingewiesen zu haben.

Somit ist der Nervus lateralis ein von dem Vagus vollständig unabhängiger Nerv, denn abgesehen davon, dass er ein viel weiter nach vorn zu gelegenes Ursprungsgebiet besitzt als der Vagus, tritt er mit diesem auch weiterhin in keinen geweblichen Konnex und bloß die feste Anlagerung, sowie die gemeinsame Austrittsöffnung aus dem Cranium waren es, welche den N. lateralis als einen »Ast des Vagus« erscheinen ließen[1].

Die Unabhängigkeit des N. lateralis von dem Vagus ist auch dem letzten Autor über diesen Gegenstand, Allis (2, pag. 625—626), klar geworden, der in Folge des Umstandes, dass der Ursprung des N. lateralis bei Amia unmittelbar hinter dem »Tuberculum acusticum« liegt, denselben getrennt vom Vagus aufführt. Stimme ich nun hierin mit Allis auch überein, so muss ich ihm in einem anderen Punkte entschieden entgegentreten, denn die Behauptung, vom N. lateralis gelangten Fasern an der Kreuzungsstelle in den Glossopharyngeus, wodurch dessen Dorsalast gebildet wurde, beruht sicherlich auf Irrthum.

Obgleich auch Stannius das weit nach vorn zu gelegene Ursprungsgebiet dieses Nerven, sowie die Unabhängigkeit desselben vom Vagus bekannt waren (82, pag. 92), so führt er die Trennung beider Nerven von einander doch nicht durch, sondern nennt den N. lateralis das »Seitennervensystem des Vagus«. Er ließ sich von diesem

[1] Offenbar ist der gemeinsame Austritt des N. lateralis mit dem N. vagus sekundär dadurch erreicht worden, dass die beiden hinter einander gelegenen Austrittsöffnungen sich mit einander vereinigten. Solche Vereinigungen verschiedener, neben oder über einander lagernder Ausführgänge sind ja besonders an dem Cranium der Selachier keine seltenen Vorkommnisse. Stannius sah sogar bei einem Salmo salar die Vagusöffnung durch eine Knochenspange in zwei Abschnitte getheilt. Weiter liegen, so viel mir bekannt, keine diesbezüglichen Angaben vor.

Schritt wohl dadurch abhalten, dass er bei den Knochenfischen »an der Stelle, wo die Wurzel des Seitennervensystems die des eigentlichen N. vagus kreuzt«, kurze Verbindungsstränge vom Vagus an den N. lateralis herantreten sah, wodurch dem N. lateralis feine Röhren zugeführt werden. »Nur bei den Cyprinoiden — mit Ausnahme von Tinca — stammen diese schmalen Primitivröhren aus dem Ramus recurrens des Trigeminus cum Faciali«. Gelangt aber das eine Mal diese Verbindung aus dem Trigeminuskomplex in den N. lateralis, dann dürfen wir nicht annehmen, dass sie ein anderes Mal vom Vagus abgegeben würde. So weit meine Erfahrungen reichen, muss ich entschieden die Verhältnisse bei den Knochenfischen für diesen Fall als belanglos bezeichnen, denn erstens sind die Zustände, wie ich sie weiter oben aufgeführt habe, bei Scyllium klar genug, um die Unabhängigkeit des N. lateralis vom Vagus zu demonstriren, dann sind aber diese Verhältnisse selbst bei älteren Vertretern der Knochenfische, zu denen auch ich die Salmoniden rechne, viel zu sekundär, um beweiskräftig für die Abhängigkeit des N. lateralis vom Vagus verwerthet zu werden. Bei Salmo fario, irideus und salvelinus und auch bei dem Aale habe ich diesbezüglich feststellen können, dass der N. lateralis viel weiter caudalwärts die Oblongata verlässt als bei Scyllium. Erst nach dem Austreten der ersten Vaguswurzeln erfolgt sein Abgang, also hinter dem ersten Ramus dorsalis des Vagus. Gemeinsam mit den ersten Vagusbündeln bildet er die sogenannte erste Portion der Vaguswurzel[1]. Es lässt sich aber äußerlich keineswegs sicher bestimmen, wie weit der N. lateralis an dieser Bündelportion Antheil nimmt. Eben so schwer fällt es, innerhalb der Oblongata den Verlauf des N. lateralis festzustellen, da er dort kein kompaktes Bündel bildet, doch habe ich schon in meiner Arbeit über den Vagusursprung erwähnen können, dass es absteigende Vaguswurzeln giebt, deren Ursprung nicht ermittelt werden konnte. Zum Theil wenigstens werden diese Fasern für den N. lateralis in Anspruch zu nehmen sein.

Bei der erwachsenen Forelle sind die beiden hinter einander gelegenen Portionen des spinalen Vagusganglions, wie dies aus meiner obigen Arbeit zu entnehmen ist, der Oblongata fest angelagert. Durch einen sekundären Process bei den Teleostiern, dessen Verlauf

---

[1] Es beruht darum auf einem Irrthum seitens Rohon's (76, pag. 23), wenn er die durch Stannius für die Knochenfische beschriebene erste Vagusportion mit der ersten kräftigen Wurzel, also mit dem N. lateralis der Selachier gleichstellt.

ontogenetisch noch gut feststellbar ist, erfolgte die Einwanderung der bei den Selachiern noch extracranial gelegenen spinalen Ganglien in die Cranialhöhle. Nur das Ganglion des N. lateralis liegt zum Theil im Austrittskanal, zum geringeren Theil aber bereits in dem Cranialraum. Mit diesem Process ist es denn auch gekommen, dass einzelne Vagusbündel, die schon peripher vom vagalen Spinalganglion gelegen waren, dem N. lateralis sich anschlossen und darum sind eben die Verhältnisse bei den Teleostiern — von den Cyprinoiden u. A. ganz Abstand genommen — belanglos bei der Beurtheilung des N. lateralis.

Es ist sehr charakteristisch, dass sämmtliche Lateralnerven, also sowohl der N. lateralis als selbständiger Nerv, als auch die Rami laterales N. trigemini aus dem sensorischen Gebiete des Trigeminuskomplexes entstehen und es wird ihre Zusammengehörigkeit nicht nur durch ihr peripheres Verhalten, sondern auch durch ihre centralen Ursprungsverhältnisse bewiesen. Es handelte sich ursprünglich offenbar um ein oberflächliches cutanes sensorisches Netz um den ganzen Körper und somit auch um die Flossen herum, das sowohl mit dem centralen Trigeminusgebiete als auch mit verschiedenen Centren des gesammten Rückenmarkes zusammenhing. Für dieses Verhalten sprechen noch die Zustände der Rami laterales trigemini, die ja Verbindungen mit Ästen von Spinalnerven noch einhalten, ferner jener Umstand, dass zwischen dem jeweiligen Mangel eines Rückenkantenastes des Ramus lateralis trigemini und dem Auftreten eines solchen aus dem N. lateralis, ein causaler Zusammenhang besteht oder, wie STANNIUS klargelegt hat (82, pag. 107), letzterer ersteren vertreten kann. Hierdurch wird die Zusammengehörigkeit des ganzen lateralen Nervensystems noch evidenter.

Mit dem Auftreten eines wohlumschriebenen Bezirkes des vom N. lateralis versorgten Gebietes musste auch dieser Nerv eine größere Unabhängigkeit vom ganzen übrigen Seitennervensystem erlangen und so ist es denn gekommen, dass, wo sich eine Seitenlinie koncentrirte, dieser Nerv eine größere Einheitlichkeit aufweist als dort, wo den einzelnen Hautsinnesorganen noch keine bestimmte Anordnung zugewiesen ward, wie nach STANNIUS bei manchen Plectognathen.

Ein Ramus superius aus dem N. lateralis scheint eben so verbreitet zu sein, wie die Rami operculares, denn auch bei Selachiern konnte ein solches, wie oben mitgetheilt wurde, festgestellt werden. Da diesen letzteren schon ein Übergreifen auf Kopfgebiete eigen ist, so wird auch hierdurch ein Zusammenhang des cutanen Körpernetzes

mit jenem des Kopfes, das ja hauptsächlich vom Trigeminus versehen wird, hergestellt. Es gehört somit das ganze laterale cutane Nervengebiet heute einem Centrum an, das seinen Sitz im sensorischen Gebiete des Trigeminuskomplexes hat.

Leicht denkbar wäre es, dass allmählich die Rückenmarkscentren für das oberflächliche cutane laterale Hautnetz, — wobei möglicherweise ganz bestimmte Sinnesendigungen in Betracht kommen —, zurücktraten, dabei dann jenes Centrum in dem centralen Trigeminusgebiete zur vollen Geltung gelangt. Dieser Process vollzog sich — so weit es heute bekannt ist — früher für den N. lateralis, als für die Rami laterales trigemini, denn nach den Angaben Stannius' sind Verbindungen zwischen ersterem und spinalen Nerven höchst selten und selbst im Falle einer solchen (Acipenser) die sensorische Natur der Verbindung zweifelhaft.

D. Die Trigemino-Facialisgruppe.

Ich sehe mich genöthigt der Beschreibung der Ursprungsverhältnisse jene des äußeren Verhaltens der Trigeminusgruppe, in so fern der Trigeminus, Facialis und der Acusticus in Betracht kommen, ferner die ihrer gegenseitigen Beziehungen innerhalb des Craniums, vorauszuschicken. Die Entschuldigung hierfür liegt in dem Umstand, dass weder bei Salmo noch bei Scyllium oder bei einem anderen Selachier diese Verhältnisse ausführlicher beschrieben wurden. Der Beschreibung für Salmo soll naturgemäß die von Scyllium vorausgeschickt werden.

Der **Trigeminus** verlässt die Oblongata mit zwei Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren. Die vordere Wurzel liegt unter und vor der hinteren und verdickt sich bald nach ihrem Abgange aus der Oblongata zu einem gut umschriebenen intercranialen Ganglion (Figg. 51, 52 *g.V'*); darum ist die eigentliche Wurzel sehr kurz. An dem medialen Ende und der rostralwärts gekehrten Seite des ersten Trigeminusganglions[1], wie wir das Ganglion der ersten

[1] Bei Amia soll nach Allis (2, pag. 593) ein einheitliches Trigemino-Facialisganglion und ein von diesem getrenntes, tiefer gelegenes Ganglion (Profundusganglion) nur für den Trigeminus sich vorfinden. Das einheitliche Trigemino-Facialisganglion wird sich wohl bei Berücksichtigung von Schnittserien als separirtes Ganglienpaar (Gasser'sches Ganglion und Facialisganglion) herausstellen, und was das andere Trigeminusganglion betrifft, so liegt möglicherweise ein ähnliches zweites, doch mit dem größeren Ganglion zusammenhängendes

Wurzel nennen wollen, doch theilweise noch aus der Wurzel (Fig. 51), zweigt sich unter rechtem Winkel der Ramus ophthalmicus profundus (*rop*) von der ersten Wurzel des Trigeminus ab. Bekanntlich verlässt dieser Ramus das Cranium durch eine eigene Öffnung, welche unterhalb und etwas vor der Austrittsöffnung des R. ophthalmicus superficialis liegt. Aus dem ersten Trigeminusganglion tritt sonst kein weiterer Ast ab und das ovale Ganglion verbindet sich durch ein kurzes, doch recht breites Bündel mit dem Ganglion Gasseri (*V.g*).

Die hintere Trigeminuswurzel ist bedeutend mächtiger als die vordere und besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Abschnitt. Der erstere Abschnitt liegt zum Theil unter dem hinteren Ende des sogenannten Corpus restiforme (*cr*) des Kleinhirns (*kh*) und nur sein hinterer caudalwärts bogenförmig gerundeter Theil ist äußerlich sichtbar. Dieser Wurzelabschnitt zerfällt abermals in eine obere und eine untere Portion. Die obere Portion (*rV*) begiebt sich in den Ramus ophthalmicus superficialis (*ros*), die ventrale, gemeinsam mit dem ventralen Abschnitt der zweiten Trigeminuswurzel, in das Ganglion Gasseri. Zwischen der Vereinigung dieser beiden Wurzeltheile gelangt, von ventralwärts aus dem ventralen Abschnitt des unteren Abschnittes ein starkes Bündel nach oben, das sich dann auch in den R. ophthalmicus superficialis begiebt (Fig. 52). Somit besitzt der R. ophthalmicus superficialis eine dorsale und eine ventrale Wurzelportion. Dieser Ast weist an der Stelle, wo seine beiden Wurzeln sich vereinigen, ein Ganglion auf, das aber äußerlich nicht sichtbar ist und erst auf Schnitten zur Anschauung gelangt. Es ist dies das zweite Trigeminusganglion. Zumeist ist der R. ophth. superficialis etwas stärker als der R. ophth. profundus, doch habe ich

---

Ganglion vor, wie es bei Scyllium das erste Trigeminusganglion ist. Es herrscht übrigens über diese Verhältnisse keine Übereinstimmung zwischen den Angaben der verschiedenen Autoren. So finden bei Salamanderlarven v. Plessen und Rabinovicz (73) zwei von einander völlig getrennte, intercranial gelegene Trigeminusganglien, von denen das kleinere und dorsale dem zweiten Trigeminus angehören soll. Ferner soll das Acusticusganglion mit dem Facialisganglion zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen sein. Es haben aber die beiden Autoren hier eine faserige Verbindung zwischen den beiden Trigeminusganglien übersehen, die auch bei den adulten Thieren von Salamandra maculosa vorhanden ist. Sie befindet sich an dem lateralen Ende der beiden Ganglien. Dann freilich sieht die Sache anders aus und lassen sich die Verhältnisse, abgesehen von den durch die Amphibien selbständig erworbenen, untergeordneten Modifikationen, mit den Verhältnissen bei Scyllium in Einklang bringen.

sie auch zweimal (in sieben Fällen) gleich stark gefunden. Innerhalb des Craniums haben die beiden Rami einen parallelen Verlauf.

Die beiden Trigeminuswurzeln versenken sich sofort in das Ganglion Gasseri. Während ihres Verlaufes bis zu dem Ganglion, führt die hintere Trigeminuswurzel Ganglienzellen in sich.

Außer dem R. maxillaris superior und inferior (*r.max.s.*, *r.max.i.*) treten aus der hinteren Seitenfläche des Ganglion Gasseri noch vier konstante feinere Nerven ab, von denen der medialste (*r.pf*) stets der mächtigste ist. Den weiteren Verlauf dieser Nerven habe ich nicht verfolgt, doch sind sie offenbar die nach hinten ziehenden lateralen Äste des Trigeminus. Der mediale unter diesen Nerven zieht über das Ganglion faciale und schließt sich dem R. hyoideus des Facialis an.

Der **Facialis** (*VII*)[1] verlässt mit einer äußerlich einheitlichen, zwischen den ventralen Bündeln des Acusticus (*VIII*) nach außen gelangenden Wurzel die Oblongata und erreicht, hinter und etwas unter der hinteren Trigeminuswurzel gelegen, sein Ganglion (*g.VII*), ein etwa dreieckiges Gebilde. An der inneren Ecke des Ganglions senkt sich die Facialiswurzel in dasselbe ein; von der vorderen lateralen Ecke geht der R. facialis (*r.fac*) und von der hinteren lateralen der R. hyoideus (*r.hyo*) ab. Zwischen R. facialis und hyoideus verlässt das Ganglion ein feiner Nerv (*r*), der vielleicht einem Ramus palatinus gleichzustellen wäre.

Außer diesem Ganglion besitzt der Ramus facialis in der Orbita noch eine gangliöse Verdickung, die bereits Gegenbaur bei Hexanchus gesehen hat. Das große Facialisganglion liegt intercranial dem Ganglion Gasseri zwar sehr fest an, und verursacht einen Eindruck in demselben, doch ist diese Anlagerung nie so fest, dass man die Ganglien nicht mit Leichtigkeit von einander trennen könnte.

Das Verhalten des Trigeminuskomplexes zum Facialis, d. h. die intercranialen Verhältnisse derselben zu einander, berechtigen hier zu einer Betrachtung über ihr Verhalten zu einander in den anderen

[1] Wie eben erwähnt wurde, soll nach v. Plessen und Rabinovicz (73) bei Salamanderlarven das Acusticusganglion mit dem Facialisganglion einheitlich verschmolzen sein, und es soll auch nur eine einheitliche Acustico-Facialiswurzel sich dort vorfinden, doch soll ein kurzer Wurzelstamm aus dem zweiten oder dorsalen Trigeminus in das gemeinsame Ganglion sich einsenken. Nun, ich glaube aber, es handele sich hier bloß um einen Irrthum und die Sache wird wohl so aufzufassen sein, dass der vermeintliche Trigeminusast, der sich dem Acusticusganglion bloß angelagert haben wird, die eigentliche Facialiswurzel ist und das Facialisganglion extracranial lagert.

Abtheilungen der Fische. Was vor Allem die Selachier betrifft, so ist bezüglich der Zustände von Scyllium, einer Form, die in der Abtheilung der pentanchen Selachier so ziemlich als junges Endglied dasteht, zu bemerken, dass möglicherweise bei ihm schon auch intercranial zwischen den Nerven, beziehungsweise ihren Ganglien, sekundäre Einrichtungen zur Geltung gelangt sind. Bezüglich des Trigeminus ist es wohl anzunehmen, dass in der Differenzirung der verschiedenen Ganglien schon ein vorgeschrittener Zustand besteht. Dies scheint mir auch für den Facialis Geltung zu haben. Dieser verlässt nach GEGENBAUR bei Hexanchus, nachdem seine beiden Wurzeln, die vordere Trigeminal- und die hintere Acusticalwurzel, sich in einer intercranialen Verdickung vereinigt haben, als einheitlicher Stamm das Cranium und erst extracranial zerfällt er in seine beiden Hauptäste, den R. facialis und den R. hyoideus. Ersterer besitzt noch vor dem Abgang des R. palatinus eine gangliöse Anschwellung. Diesem Verhalten gegenüber ist jenes von Scyllium als modificirt zu betrachten, da mit der größeren Koncentration des Facialisganglions auch die Abgangsstelle des R. hyoideus in das Cranium verlegt wurde. Von nun an erfolgt ein weiterer Vorgang, denn während der R. hyoideus an derselben Stelle wie bei Hexanchus der Facialisstamm nach außen gelangt, lagert der R. facialis dem großen Trigeminusbündel an und geräth so mit diesem gemeinsam nach außen. Obgleich weder das Ganglion des Facialis, noch der Ramus facialis mit dem Trigeminus verschmolzen sind, so wird doch bei Scyllium ein Zustand eingeleitet, der sich weiter aufwärts überall vorfindet und in der nahen Beziehung des Facialis zum Trigeminus sich ausspricht. Schon bei Squatina und den Rochen ist eine Verschmelzung des R. facialis mit dem Trigeminus zu beobachten. Bei den Ganoiden wird dieses innige Verhalten noch inniger, was in Nichtkenntnis der Zustände bei Scyllium oder doch ähnlicher phyletischer Verhältnisse, sowohl VAN WIJHE als auch GORONOWITSCH zu einer irrigen Auffassung des Facialisverhaltens der Ganoiden verleitet haben mag. Für Spatularia kann man diesen Irrthum nachweisen, denn es lassen sich bei ihr die intercranialen Facialisverhältnisse von jenen des Scyllium ableiten und finden dadurch ihre diesbezüglichen Verhältnisse ihre Erklärung. VAN WIJHE giebt nämlich an (96, pag. 44), dass bei diesen Ganoiden der Trigeminus mit zwei Hauptmassen entspringt, »von denen die vordere die kleinere ist und aus vielen Bündeln besteht«, die hintere jedoch aus »zwei dicken Wurzeln« besteht »und sendet den Facialis aus«. Wenn man aber meine

Abbildung von Scyllium (Fig. 51) mit jenen van Wijhe's von Spatularia (Fig. 5) vergleicht, so geht aus diesem Vergleich hervor, dass sich der Facialis bei den Ganoiden aus einem scylliumähnlichen Zustande weiter entwickelt hat. Das dreieckige Facialisganglion, das medianwärts durch die vereinigte Facialiswurzel mit der Oblongata zusammenhängt, hat sich an seiner vorderen Seite der hinteren Trigeminuswurzel ganz fest angelagert, auf welche Weise auch der R. facialis mit dem Ganglion Gasseri und dem Trigeminusstamm ganz fest verbunden wird. Eine gewebliche Verwachsung wird sich aber selbstverständlich nur auf das konnektive mesodermale Gewebe zwischen den beiden Ganglien beschränken. Immerhin ist diese Verwachsung äußerlich eine so innige, dass van Wijhe die ganze Masse als Ganglion Gasseri auffasste.

Der weitere Irrthum van Wijhe's besteht darin, dass er nur den durch eine besondere Öffnung nach außen gelangenden Ramus hyoideus als aus dem Ganglion Gasseri kommenden Facialis auffasst, während er den R. facialis, der ja schon bei Scyllium mit dem großen Trigeminusbündel gemeinsam nach außen gelangt, dem Trigeminus zurechnet. Auf diese Weise erklärt es sich, warum scheinbar der eigentliche periphere R. facialis der Haie bei den Ganoiden fehlt, denn die anderen zwei sich extracranial aus dem gemeinsamen Stamme theilenden Nerven (der R. mandibularis und R. hyoideus) entsprechen nur den zwei aus dem Hyoidstamm der Haie sich theilenden zwei Ästen.

Die innige, doch wohl nicht nervöse Vereinigung des Facialis mit dem Trigeminus findet dann ihren höchsten Ausdruck bei sehr vielen Knochenfischen, wofür ich auf die Angaben Goronowitsch's (35) verweise. Hier möchte ich nur noch der Ansicht Ausdruck geben, dass innerhalb der Knochenfische — aber bereits bei den Ganoiden beginnend — eine starke, von caudalwärts nach rostralwärts gerichtete Zusammenschiebung verschiedener Innervationsgebiete des Trigeminus und Facialis erfolgen musste, um diese intercraniale Verlöthung beider Nerven zu verursachen. Doch ist dieser Zustand bei Weitem nicht so weit vorgeschritten bei alten Teleostiern, und wir finden darum bei den Salmoniden noch recht ursprüngliche Zustände. Bei der Forelle tritt die erste äußere Trigeminuswurzel (Figg. 1, 2, 33, 34 *V'*) sehr weit vorn aus der Oblongata und sehr entfernt von der zweiten äußeren Wurzel (*V''*) ab. Sie liegt ziemlich gleich weit entfernt von der zweiten oder hinteren äußeren Trigeminuswurzel und dem Trochlearis und somit ist die Entfernung

zwischen den beiden Quintuswurzeln eine viel bedeutendere wie bei Scyllium und wohl den meisten oder möglicherweise allen Selachiern. Diese große Entfernung der beiden Quintuswurzeln von einander kann möglicherweise als ein primärer, von Urahnen ererbter Zustand gelten, wenigstens berichtet VAN WIJHE, wie dies weiter oben angeführt ward, dass in gewissen Stadien der Ontogenese bei Acanthias die beiden Anlagen der Trigeminuswurzel aus einander liegen und erst später an einander rücken. Es wäre also wohl daran zu denken, dass sich bei Salmoniden hierin ein primärer Zustand erhalten hat, was wieder durch die Streckung des Hirnbodens in dieser Gegend während der Ontogenese verursacht werden dürfte. Auf diese Streckung habe ich weiter oben hingewiesen.

An der vorderen äußeren Quintuswurzel lässt sich bei einzelnen großen Exemplaren von Salmo irideus schon äußerlich bei Lupenvergrößerung eine feine obere und eine viel dickere untere proximale Wurzelportion unterscheiden (Fig. 1 *V'*).

Die Verhältnisse der zweiten oder hinteren äußeren Quintuswurzel sind lange nicht so einfach, wie jene der ersten äußeren Wurzel. Diese Komplikation wird durch die äußere Separirung der verschiedenen inneren Wurzelabschnitte hervorgerufen.

Es lassen sich an ihr äußerlich drei Wurzelportionen unterscheiden, nämlich eine vordere (Fig. 1 *V''a*), eine mittlere (*V''b*) und eine hintere (*V''c*). Die vordere Portion ist ein einheitliches Bündel, das oben und am weitesten nach vorn zu die Oblongata unter dem Corpus restiforme verlässt. Die mittlere Portion besteht aus zwei Unterportionen, von denen die eine unterhalb der vorderen Unterportion die Oblongata verlässt, während die hintere Unterportion aus dem Bündel der breiteren Portion heraustritt, um sich mit der oberen Unterportion zur mittleren Portion zu vereinigen. Die hintere Portion, welche die mächtigste unter den drei Wurzelportionen des Trigeminus ist und sich in mehrere Bündel gliedert, lagert nach hinten der Trigeminusportion des Facialis (*VII.b*) an. Die Acusticusportion des Facialis (*VII.a*) tritt etwas vor, doch unter dem Acusticus (*VIII*) aus der Oblongata heraus.

Die vordere und hintere äußere Quintuswurzel treffen sich in dem innerhalb des Craniums gelegenen Ganglion Gasseri. Zu diesem Zwecke lagern sich alle Unterportionen der zweiten äußeren Quintuswurzel fest zu einem anscheinend einheitlichen Bündel zusammen (Fig. 2 *V''*) und ziehen so bis zu dem Ganglion. Anfangs ist das Ganglion der zweiten Quintuswurzel von jenem der ersten

gänzlich getrennt und liegt lateralwärts vom letzteren, dem Gehörorgan von innen fest an. Das Ganglion der ersten Wurzel lagert zwischen dem Ganglion der zweiten Wurzel und dem der ersteren fest anliegenden Facialisganglion, wie sich dies auf Querschnittserien über den ganzen Kopf von jungen Forellen ermitteln ließ. Erst distalwärts verschmelzen die beiden Trigeminusganglien zu einem Ganglion Gasseri. Wie es Schnittserien erkennen lassen, ist das von innen nach außen plattgedrückte Facialisganglion (Fig. 2 *VII*) gänzlich getrennt vom Ganglion Gasseri.

Das Ganglion oticum (Fig. 2 *VIII*) ist recht groß und liegt hinter, doch etwas über dem Facialisganglion.

Bezüglich des Ursprunges der Trigeminusgruppe liegt uns eine ansehnliche Litteratur vor, die ich, um in der Beschreibung nicht gestört zu werden, chronologisch aufführen will. Diese gesammte Litteratur mit Ausnahme eines Autors, nämlich VAN GEHUCHTEN's, behandelt die intermedullaren Verhältnisse nach Beobachtungen an Tinktions- und zum Theil nach WEIGERT'schen Präparaten (in letzter Zeit GORONOWITSCH) und hat somit nur bezüglich der topographischen Verhältnisse eine Bedeutung. Die zwei ersten Autoren, die über den Faserverlauf im Fischhirne schrieben, kämpfen hart mit der Schwierigkeit, die einzelnen Bündel auf weitere Strecken zu verfolgen. So giebt ROHON (77) nur ein allgemeines Bild über die Ursprungsverhältnisse der segmentalen Hirnnerven und FRITSCH (31, pag. 83) vertröstet schon zu Beginn seiner gleichfalls allgemein gehaltenen Beschreibung auf eine spätere Arbeit, die er aber bis zur Zeit schuldig geblieben ist. Es liegt dies weniger in der damals noch ausschließlichen Verwendung von Karminpräparaten, — denn weder die FLECHSIG'sche histogenetische Weise, noch die technischen Methoden WEIGERT's, GOLGI's etc. kamen damals zur Anwendung — vielmehr in dem Umstand, dass auf dem Gebiete der Fischhirnanatomie noch wenig vorgearbeitet war und somit diese Autoren einen viel zu umfangreichen Stoff zu verarbeiten hatten. Vielfach störend wirkte aber auf diese Forscher die auch bei ihnen sehr ausgesprochene Hinneigung — die als ein allgemeiner Charakterzug der Zeit die gesammte Nervenforschung hemmte und noch immer hemmt — die bei dem Menschen ungenau aufgedeckten Verhältnisse direkt auf die Hirnzustände niederer Wirbelthierformen zu übertragen, statt nach Erforschung der Bauverhältnisse dieser niederen Formen aus diesem Verhalten jene des Menschen durch Vermittelung der Zwischenstufen zu erklären zu trachten.

Rohon, der die Ursprungsverhältnisse durch die Beschreibung der Topographie zu erledigen sucht, beschreibt eine aufsteigende Quintuswurzel. Aus seiner Beschreibung sowie aus einer seiner Abbildungen (Taf. VII Fig. 48 *atrws*) geht aber wohl ohne Zweifel hervor, dass diese aufsteigende Quintuswurzel meinem Dorsolateralstrang entspricht. Sie nimmt ihren Ursprung aus den Hintersträngen des Rückenmarkes. Aus dem Lobus trigemini treten des Weiteren die Wurzelfasern »für den Ramus ophthalmicus nervi trigemini hervor«. Andere Wurzelfasern kreuzen sich in der Raphe und ziehen in den Wurzelkomplex des Trigeminus. Über den Ursprung des zweiten und dritten Trigeminusastes konnte Rohon feststellen, dass ein beträchtlicher Theil der »aus der Raphe« stammenden, theils gekreuzten, theils ungekreuzten Wurzelfasern sich mit dem Lobus trigemini verbinden, alle anderen aber in den Trigeminuskomplex sich begeben. »Ferner erhält der Trigeminus Fasern, welche in den Lobus trigemini aufsteigen und sich dort verlieren, Fasern, die aus der Zellsäule (der Vorderhörner, Haller) ihren Ursprung zu nehmen scheinen, und noch von anderen Nachhirngegenden, über deren Herkunft Rohon selbst jedwede Vermuthung fehlt« (77, pag. 49).

Der N. facialis bezieht seine Fasern hauptsächlich »aus der Raphe, wobei dieselben vor der aufsteigenden Trigeminuswurzel verlaufen, um sich dann mit den Acusticusfasern, die hingegen aus dem Längsbündel, das aus dem Hinterhirn kommt, größtentheils bestehen, zu vereinigen.

Nach Fritsch (31, pag. 83) reicht »die sogenannte absteigende Trigeminuswurzel, die sich an den Seiten des dritten Ventrikels lateral und etwas oberhalb von der Ursprungsstätte des Vorderstranggrundbündels aus großen Ganglienzellen vom motorischen Charakter entwickelt«, am weitesten nach vorn in das Gebiet des Zwischenhirns hinein. »Abwärts (nach hinten) ziehend, gewinnen diese Wurzeln im Dach des zum vierten Ventrikel sich erweiternden Aquäductus die untere Seite der Bindearme und divergiren alsdann ziemlich plötzlich, indem sie sich der Austrittsstelle des Trigeminus zuwenden«. Hinter der Kreuzung der sogenannten hufeisenförmigen Kommissur nimmt die absteigende Trigeminuswurzel noch Achsencylinder gekreuzten Ursprunges auf, die aus großen Ganglienzellen an den Seiten des Aquäductus liegen. Eine andere ungekreuzte Portion hat einen »transversalen« Verlauf und »entspringt aus einer rundlichen Gruppe von großen Ganglienzellen«. Es soll aber die breitfaserige

absteigende Quintuswurzel auch noch aus anderen benachbarten Ursprungsstätten, die unermittelt blieben, sich ergänzen.

Zu den feinfaserigen Wurzelzügen gehört die Kleinhirnwurzel des Quintus, die ihre Lage an der Basis des Kleinhirns vor dem Corpus restiforme hat. »Nach vorn und gleichzeitig nach oben ziehend, gewinnt sie (centripetal) bald die vordere Seite der aufsteigenden Bindearme, lässt also den Zug des Corpus restiforme hinter sich und umgreift alsdann, median gewendet, die Kleinhirnwurzel der Bindearme von vorn.« Eine andere feinfaserige Wurzel, also ein vierter Trigeminuswurzelkomplex, wäre nach Fritsch der bereits von Stieda beschriebene, von Fritsch als gekniete Trigeminuswurzel benannte. Zwei Bündel bilden diese Wurzel, ein mehr dorsales und ein ventrales. Median gelegen ziehen beide rostralwärts, um dann bogenförmig transversal gegen die Trigeminuswurzel hin zu ziehen. Der Ursprung wäre wohl am ehesten ein sensomotorischer, wobei die motorischen Ganglien als kleine Gruppe lateral vom Vorderstranggrundbündel liegen. Eine Beziehung dieses Wurzelkomplexes zum Facialis wäre nicht unwahrscheinlich.

Die Ursprünge des Acusticus »erscheinen an der ventralen Seite der austretenden Wurzeln gleichsam wie aufgeklebt«.

Während Rohon und Fritsch sich auf genaue Angabe von Trigeminuskernen nicht näher einlassen, unterschied schon vor ihnen Stieda (89) zwischen einem vorderen und hinteren Trigeminuskerne.

Durch das unrichtig gewählte Untersuchungsobjekt, nämlich die Cyprinoiden, ist es gekommen, dass der treffliche Beobachter Mayser (61) das Verhalten der Hinterstränge des Rückenmarkes in der beginnenden Oblongata nicht klar erkannt hat. Einzelne transversale Faserzüge, die er in dieser Gegend dem Hinterstrange zuzählt, gehören diesem nicht an, wie dies aus meinen Darstellungen über den Vagusursprung (39) deutlich hervorgeht. Sonst meint er mit Recht, dass mit der beginnenden Oblongata wohl ein Theil der Fasern in die Hinterhörner, ein anderer in die aufsteigende Quintuswurzel übergehen dürfte. Hierfür habe ich in der citirten Abhandlung den Nachweis erbracht und auch weiter oben in vorliegender Arbeit in diesem Sinne die Sachlage klarzulegen getrachtet. »Hinter dem vorderen sensiblen Rückenmarksnerven,« meint Mayser, »nimmt der Strang ziemlich rasch zu und zwar theilweise durch Quintusfasern, die sich von oben her zu ihm gesellen.« Die so gebildete aufsteigende Quintuswurzel nun, die unserem Dorsolateralstrange ent-

spricht, soll bei den Cyprinoiden aus verschiedenartigen Fasern konstruirt sein und zwar aus einem Bündel mittelstarker, aus einem Bündel theils markloser, theils markhaltiger Fasern, dann aus einem Bündel mittelstarker breitmarkscheidiger Fasern und drittens aus einem ausschließlich aus sehr feinen Fasern bestehenden Bündel. Ein Theil der marklosen Fasern verlässt vermischt mit sensibeln Vagusfasern die Oblongata und wird somit zu peripheren Vagusfasern. Zweifellos soll ein Theil der feinen Fasern der aufsteigenden Quintuswurzel hinter der Oblongata in »den kleinen Zellen der Gelatinosa« enden. Es beschränkt sich die Bildung der aufsteigenden Quintuswurzel auf das Rückenmark. Diese Wurzel ist sensibler Natur, ihr entspricht als »motorische Wurzel« die absteigende, beziehungsweise die »transversale Wurzel«. Einer dorsalen »geknieten Wurzel« als einer sensorischen entspricht als motorische Wurzel »die ventrale gekniete, d. i. das Homologon des Facialis«. Die gekreuzten Fasern gesellen sich, wie dies Fritsch auch annimmt, zur absteigenden Quintuswurzel »im engeren Sinne«, doch konnte Mayser nie beobachten, »dass sie die Oblongata als peripherer Nerv verlassen würden«. Die grobfaserige ventrale gekniete Quintuswurzel »bildet sich bei Cyprinoiden aus zwei hinter einander entspringenden Bündeln. Das hintere legt sich der Außenseite der aufsteigenden motorischen Vaguswurzel an und kommt aus dem hinteren Trigeminuskern Stieda's und einer Ansammlung sehr großer blasenförmiger Zellen, welche zwischen den Kommissurenfaserzügen und zu beiden Seiten des hinteren Längsbündels liegen; das vordere entspringt in derselben Weise da, wo die aufsteigende motorische Vaguswurzel nach außen umbiegt. Vereinigt ziehen beide, fast nur vom Epithel des Centralkanals bedeckt und mit dem hinteren Längsbündel außen oben innig verbunden nach vorn, biegen etwas vor der Umbeugungsstelle der dorsalen Kniewurzel plötzlich unter rechtem Winkel nach außen um, wobei sie den N. vagus ascendens und die vordersten Partien der vorderen Acusticuswurzel durchbrechen«. Die weit überwiegende Mehrzahl der Wurzeln der ventralen geknieten Quintuswurzel sind ungekreuzt, doch wäre es möglich, dass auch gekreuzte unter ihnen sich befänden.

Hier möchte ich zur Vermeidung jeder weiteren Konfusion bemerken, dass der wohlumschriebene Längsstrang, den Mayser bei den Cyprinoiden als »sekundäre Vagus-Trigeminusbahn« bezeichnet, nur ein bei diesen Teleostiern vermöge der großen Koncentration in der Oblongata abgegrenzter, unterer Abschnitt unseres dorsolateralen

Stranges ist, jener Abschnitt, der hauptsächlich sich als Quintusportion dokumentirt. Die Richtigkeit dieser Behauptung geht aus einem Vergleiche mit den Verhältnissen bei der Forelle deutlich hervor, und möchte ich diesbezüglich auf meine citirte Vagusarbeit verweisen. Dies um so mehr, als die ausführliche Diskussion der einseitig modificirten topographischen Verhältnisse der Cyprinoiden für das allgemeine Verständnis des Hirnbaues belanglos ist und uns auch zu weit von dem gesteckten Ziele ablenken würde.

Bei der Betrachtung des Facialis, Acusticus und Abducens entfaltet Mayser in Kürze seine Ansicht bezüglich der Auffassung der Cranialnerven. Der Abducens als ventraler Ast und als dorsaler des Acusticus mit dem Facialis im Sinne Gegenbaur's würden den Trigeminuskomplex caudalwärts abschließen. Hierbei wäre bezüglich des Facialis aber zu berücksichtigen, »dass sich derselbe und sein Kern durch specifische Differenzirung auszeichnet«. Befremdend muss es aber berühren, dass Mayser ein extramedullares Acusticusganglion bei den Cyprinoiden nicht kannte. Die dorsale Wand der drei hinteren Hirnblasen betrachtet er »für eine im Wesentlichen sensible«, »die ventrale im Wesentlichen motorische Platte« und das zwischen ihnen Liegende als Reflexgebiet.

Der Kern des Acusticus, das Tuberculum acusticum, »ist eine Anschwellung der ganzen Wand des vierten Ventrikels, welche ventral von der sekundären Vago-Trigeminusbahn, hinten von dem zusammenfließenden Lobi vagi et trigemini, vorn vom Cerebellum begrenzt wird«. Vor dem Lobus trigemini (L. impar Aut.), über dem vierten Ventrikel, sind die beiderseitigen Tubercula durch eine »breite graue Brücke« mit einander verbunden. »Die Faserzüge des Tuberculum setzen dasselbe in Verbindung mit den verschiedenen Hirntheilen«. Es giebt ferner eine kleinere hintere und größere vordere Acusticuswurzel und gekreuzte »ventrale und dorsale Fasersysteme«. Bemerken möchte ich hier, bevor ich mit diesem Referate schließe, dass Mayser das Ursprungsgebiet des Acusticus, das Tuberculum acusticum, wie oben mitgetheilt wurde, zwischen Cerebellum und Lobi trigemini verlegt, eine gewiss irrthümliche Auffassung, wie dies aus dem Nachfolgenden auch ohne weiteren Hinweis darauf klar werden muss. Ich begnüge mich mit dieser Aufzählung von Mayser's Resultaten über den Ursprung des Trigeminuskomplexes und möchte mich aus dem oben angeführten Grunde weder im Allgemeinen noch im Einzelnen auf eine kritische Erörterung über dieselben einlassen, da eine solche ohne specielle Berücksichtigung der Verhältnisse bei

den Cyprinoiden sich als völlig unfruchtbar erweisen würde. Es möge darum auf die Resultate eines anderen Autors eingegangen werden, ich meine Goronowitsch. Dieser Forscher hat uns in zwei Arbeiten, einmal bei dem Stör (34) und in letzter Zeit weit genauer bei Lota (35), mit den Ursprungsverhältnissen des Trigeminuskomplexes der Fische bekannt gemacht.

Bei dem Stör soll der erste Trigeminus eine feinfaserige dorsale und eine dickfaserige ventrale Wurzel besitzen. Erstere setzt sich zusammen aus einem aufsteigenden und einem absteigenden System von Fasern. Der Ursprung des aufsteigenden Systems konnte nicht ermittelt werden. Ein Theil des absteigenden Systems war bis zu dem seitlichen Theil des Kleinhirns verfolgbar, ein anderer bis zu dem Mittelhirn, wo er an der Basis des Tectum opticum verschwindet. An dieser Stelle ist jedoch keine besondere Zellansammlung zu finden, in der die Fasern enden könnten. Außerdem sind es noch »mediane Bogenfasern« und die Achsencylinderfortsätze einiger ventral von der dorsalen Wurzel gelegenen Ganglienzellen, welche die dorsale Wurzel vermehren.

Die dickfaserige ventrale Wurzel des ersten Trigeminus »wird von Fasern der hinteren Längsbündel gebildet«, doch gesellen sich ihnen auch Achsencylinder von Ganglienzellen dieser Gegend an. Der zweite Trigeminus entspringt ebenfalls mit einer feinfaserigen dorsalen und einer breitfaserigen ventralen Wurzel. Erstere stammt aus dem Lobus trigemini. Die ventrale Wurzel entspringt mit einer auf- und einer absteigenden Wurzel aus dem dorso-lateralen Strange Goronowitsch's, von dem ich gleich bemerken möchte, dass er nicht identisch mit meinem dorso-lateralen Strange oder Längsbahn ist, sondern, wie das aus Goronowitsch's Beschreibung hervorgeht, mit dem dorsalen Trigeminuskerne, der, wie wir ja oben gesehen haben, einen Theil des von mir als äußeres sensorisches Oblongatagebiet benannten Abschnittes ausmacht. Dies möchte ich hier, um jeder Verwechselung vorzubeugen, ausdrücklich bemerken. Das absteigende System der Wurzel kommt aus dem Kleinhirn, doch blieb der Ursprung des aufsteigenden unermittelt. »Ein kleines Faserkontingent bekommt die Wurzel aus der Zellgruppe, welche auch einen Theil der Acusticusfasern liefert.«

Der Acusticus »entspringt aus den ventralen Abschnitten des dorsolateralen Stranges«, zum Theil erhält er aber auch gekreuzte Fasern aus den hinteren Längsbündeln. Ein unbeträchtlicher Theil der Fasern stammt aus großen Ganglienzellen sui generis, die an

der Austrittsstelle des Nerven gelegen sind. Ein weit größerer Theil von Fasern wird dem Acusticus von dem absteigenden System geliefert, die bis zu dem seitlichen Theile des Kleinhirns verfolgbar sind. Der Ursprung eines gleich großen Theiles von aufsteigenden Fasern blieb unbekannt. Eine Acusticushaubenbahn, wie sie Ahlborn für Petromyzonten beschrieben hatte, soll dem Stör fehlen.

Weit ausführlicher behandelt Goronowitsch den Ursprung des Trigemino-Facialiskomplexes in seiner Abhandlung über Lota, in welcher auch ergänzende Mittheilungen über Acipenser gemacht werden. Es würde sich nach diesen neuen Mittheilungen der dorsale Theil des Facialis beim Stör aus drei Abschnitten zusammensetzen. Erstens ist es ein Bündel, das sich im vordersten Theil des Lobus vagi (inneres sensorisches Oblongatagebiet, Haller) sammelnd, das Hauptkontingent der dorsalen Wurzel des Facialis bildet. Dieser Wurzeltheil ist, wie ich zusetzen möchte, identisch mit der oberen oder dorsalen geknieten Wurzel der früheren Autoren. Zweitens erhält die dorsale Facialiswurzel Verstärkung »aus medialen Gruppen von Bogenfasern, von denen ein Theil ungekreuzt ist«, und schließlich »aus einem absteigenden System, welches aus dem Cerebellum kommt«.

Unter Bogenfasern versteht nämlich Goronowitsch, wie auch manche andere Autoren, gekreuzte oder ungekreuzte Fasern, die, aus den Vordersträngen kommend, lateralwärts nach oben biegen und dann dorsalwärts in das sensorische Gebiet gelangen. Solche Fasern stammen aber, wie ich in meiner Vagusarbeit direkt durch die Golgi'sche Methode nachzuweisen Gelegenheit hatte, nur zum Theil aus den Vordersträngen und waren früher Längsfasern, zum Theil aber aus Zellen der ventralen Hörner. Es giebt aber auch solche »Bogenfasern«, die Collateraläste aus der dorsolateralen Längsbahn mihi sind und ventralwärts in die Vorderhörner gelangen. Solche Fasern, wie diese sind, wären dann anders zu beurtheilen.

Auch bezüglich des Trigeminusursprunges wurden einzelne Zusätze gemacht und es besteht nun die dorsale Wurzel des zweiten Trigeminus aus Fasern, welche, wie auch schon früher berichtet ward, aus den Lobi trigemini stammen, dann aus solchen, die »höchst wahrscheinlich« aus dem proximalen Abschnitt der Lobi vagales stammen, ferner aus medianen Bogenfasern und zum Schlusse aus »besonderen durch Zellen unterbrochenen Bahnen«. Diese letzteren sind mir unverständlich.

Die dorsale Wurzel des ersten Trigeminus erhält Fasern aus einem System von Längsfasern, die lateral in dem äußeren Theil des sensorischen Oblongatagebietes gelegen sind und theils aus Bogenfasern, theils aus ungekreuzten Vorderhornfasern, aber auch von Fasern aus den Lobi vagi sich zusammensetzen. Außerdem gelangen noch Wurzelfasern in die dorsale erste Trigeminuswurzel »aus medialen Bogenfasern, aus einem vom Cerebellum absteigenden System und aus durch Zellen unterbrochenen Fasern«.

Die motorische Facialiswurzel erhält Fasern aus Zellen der Vorderhörner, aus Zellen, die zerstreut in den Vordersträngen liegen und aus »in der grauen Substanz des Vorderhornes verlaufenden Längsbahnen«.

An seinen früheren Angaben über den Ursprung der motorischen zweiten Trigeminuswurzel hat Goronowitsch Einiges geändert. So soll die aus dem Cerebellum absteigende Bahn dem Acusticus angehören. Die Zellen, aus denen motorische Fasern entstehen, sollen zur Kategorie von Goronowitsch's Zwischenzellen zu rechnen sein. Einen weiteren Zuwachs erhält diese Wurzel aus den hinteren Längsbündeln und aus Längsbahnen, die in den medianen Theilen der dorso-lateralen Stränge Goronowitsch's verlaufen, deren Ursprung jedoch unermittelt blieb. Es besteht also der zweite Trigeminus »aus einer dorsalen feinfaserigen und ventralen dickfaserigen Wurzel und besitzt ein selbständiges Ganglion«, wodurch »die Merkmale eines spinalartigen Segmentalnerven« gegeben sind.

Die motorische Wurzel des ersten Trigeminus besteht aus dicken Fasern, die aus dem Vorderhorn kommen, aus Fasern, die aus »Zwischenzellen« entstehen und aus solchen, die aus den Vordersträngen in sie gelangen.

Bei Lota, deren höchst koncentrirte Oblongataverhältnisse meiner Meinung nach beinahe eben so ungeeignet sind für das Studium der Ursprungsverhältnisse der segmentalen Cranialnerven wie jene der Cyprinoiden — woher es wohl auch gekommen sein mag, dass Goronowitsch so wenig bezüglich der Klärung der phyletischen Verhältnisse der Cranialnerven von den Teleostiern erwartet — hat Goronowitsch Folgendes ermitteln können. Die dorsale gekniete Quintuswurzel Mayser's gehört nicht dem Quintus an, sondern ist die dorsale Wurzel des Facialis und entspringt bei Lota aus dem Lobus facialis, doch bekommt ein Theil ihrer Fasern diese Stränge aus den Lobi glossopharyngei. »Ein anderer Theil der Fasern des sensorischen Facialis ist gekreuzt und kommt aus der Commissura

Mauthneri.« Eine absteigende Cerebellarwurzel, wie bei Acipenser, wurde bei Lota vermisst.

Bei den Cyprinoiden soll der Lobus impar nicht dem Trigeminus, sondern dem Facialis angehören und darum macht Gorono-witsch auch den Vorschlag, ihn als Lobus facialis zu benennen. Dieser Lobus soll indessen dem Lobus impar von Lota nicht homolog sein, denn jener dient den sensorischen Facialiswurzeln und dieser dem Vagus zum Ursprung. Der motorische Ursprung des Facialis soll sich bei Lota so verhalten wie bei Acipenser und nach Mayser bei den Cyprinoiden.

Die Ursprungsverhältnisse des Trigeminus haben nichts Neues aber auch nichts Bestimmtes ergeben, wesshalb ich nun auf die Ergebnisse eines anderen Forschers übergehen möchte.

Haben die bisher aufgeführten Forscher so viel wie gar nichts über die genaueren Ursprungsverhältnisse des Trigeminuskomplexes gebracht, so hat sich van Gehuchten (36) die Aufgabe gestellt, vermittels des Golgi'schen Versilberungsverfahrens diese Verhältnisse bei Forellen-Embryonen festzustellen. Die Fasern des Acusticus entspringen nach ihm nach Art sensibler Nerven ganz so im extramedullären Acusticusganglion, wie dies für Säugethiere festgestellt wurde. Dies erfolgt auf die bekannte Weise, indem die oppositi-bipolaren Ganglienzellen ihren schmäleren Fortsatz in die Medulla entsenden und mit ihrem breiteren peripheren Fortsatz frei zwischen den Hörepithelien vorwiegend enden. Nachdem das Bündel der centripetalen Fasern unmittelbar hinter dem scheinbaren Facialisursprunge in die Oblongata gerathen ist, wendet es sich nach unten und wird ein Bestandtheil der »absteigenden Wurzel«. Diese intermedullären Fasern besitzen Collateraläste, welche innerhalb der grauen Substanz der Oblongata sich auflösen.

Der Facialiskern besteht aus einer Gruppe von Ganglienzellen, die nach der Abbildung Fig. 38 und auch nach der etwas knappen Angabe zum Theil wenigstens ihre Lage dorsalwärts, und somit oberhalb von den Unterhörnern, dorsalwärts neben den Vordersträngen haben. Dies gilt auch von denjenigen Zellen, welche die innere (branche radiculaire interne) und die aufsteigende (branche radiculaire ascendente) abgeben. Eine von diesen Zellen mehr laterale Lage nehmen jene Zellen ein, die dem äußeren Wurzeltheil (branche radiculaire externe) zum Ursprunge dienen. Da es sich hier noch immer um embryonale Zustände handelt, da eben van Gehuchten zehn bis fünfzehn Tage alte Forellenlarven untersucht hat, so möchte

ich von der Deutung dieser Zellen absehen und bloß bemerken, dass sämmtliche von VAN GEHUCHTEN beschriebenen Zellen, die dem Facialis zum Ursprunge dienen, ihrer Lage nach motorischer Natur sein werden, gleichviel ob sie dem mittleren oder ventralen Gebiete später angehören. Nun steigen die Achsencylinderfortsätze aller dieser Zellen dorsalwärts, zum Theil neben der »Raphe« (wohl bis zu dem inneren Theil des sensorischen Oblongatagebietes, HALLER) und biegen dann, vorher schon wohl jenen, besonders durch GORONOWITSCH bekannten Strang bildend, nach lateralwärts und auf diese Weise in den Facialisstamm. Diese Wurzel ist zweifellos die obere gekniete früherer Autoren, worüber freilich VAN GEHUCHTEN seine Ansicht uns vorenthält. Indem manche Achsencylinder sich auf die anderseitige Oblongata begeben, gelangen auch gekreuzte Fasern in die Facialiswurzel. Die sogenannten Protoplasmafortsätze begeben sich zum Theil sehr weit nach lateralwärts, bevor sie sich vollständig auflösen würden. Andere gelangen dorsalwärts hinauf bis in die absteigende Quintuswurzel (was VAN GEHUCHTEN die absteigende Quintuswurzel nennt, ist gerade eine aufsteigende, wie dies weiter unten klargelegt werden soll) und lösen sich erst dort völlig auf. Da die collateralen Äste der absteigenden Quintuswurzel sich dort vielfach verzweigen, so kommt es zwischen diesen und den Endästen jener »Protoplasmafortsätze« und somit zwischen der vermeintlichen absteigenden Quintuswurzel und dem Facialiskern zu einem Kontaktverhältnis. Andere »Protoplasmafortsätze« aus dem Facialiskern gelangen in die anderseitige Oblongatahälfte.

Von dem Trigeminus wird bloß der extramedulläre oder centripetale Ursprung beschrieben, der sich in dem Ganglion Gasseri befindet. Es sind oppositi-bipolare Zellen, die ihren schwächeren Fortsatz centralwärts in die Medulla entsenden; dort angelangt, theilen sie sich in eine auf- und in eine absteigende Faser, welche insgesammt den gleichnamigen Wurzeln entsprechen. Die descendentale Wurzel geräth in die »cerebrale«.

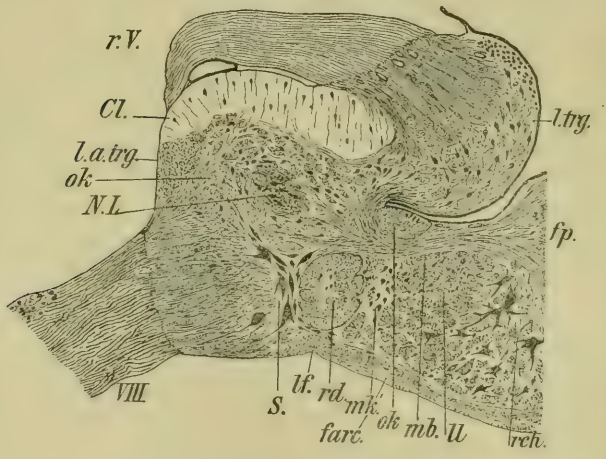
Nach dieser durchaus kritiklosen Wiedergabe der Resultate der Autoren möchte ich nun auf die Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen eingehen, wobei die nöthige Kritik über die Beobachtungen Anderer selbstverständlich geübt werden soll. Der Beschreibung der speciellen Ursprungsverhältnisse, welche ich bei der Forelle verfolgt habe, soll aber die Erörterung der topographischen Verhältnisse der Trigeminus-Acusticusgegend von Scyllium vorausgehen. Dies halte ich schon aus dem Grunde für nöthig, da diese in mehrfacher Be-

ziehung ursprünglicher — ich will nicht sagen einfacher — sind als jene der Forelle und darum zum Verständnis derselben nur beitragen können.

Wenn wir einen tingirten Querschnitt aus der Gegend des Acusticus (Textfig. 14) mit jenem aus der Gegend der Vagusgruppe (Textfig. 13) vergleichen, so ergiebt sich folgender Zustand.

Das sogenannte motorische Feld (*ll*) zeigt ein unverändertes Bild und es lassen sich eben so wenig wie ehedem einzelne umschriebene, größere Bündelgruppen in ihm feststellen. Das mediane Längsbündel der Lateralstränge (*mb*) ist noch erhalten und wie zuvor führen die zwischen ihm und dem Vorderhorn gelegenen oberen Bündel der Lateralstränge zahlreiche breite Längsfasern, die ja bis weit in

Fig. 14.



Querschnitt aus der Acusticusgegend von Scyllium.

das Rückenmark in Form durch Ganglienzellen unterbrochener Fasern reichen, zum Theil aber ihr Ursprung in die Oblongata zu versetzen ist. Sonst sind in dem ganzen »motorischen Felde«, mit Ausnahme der Funiculi posteriores, keine mächtigeren Fasern vorhanden oder falls solche ab und zu auch auftreten, so liegen sie so zerstreut, dass sie nicht merklich auffallen.

Hatten sich im Gegensatze zu Salmo die kommissuralen Querfaserungen aus der »Raphe« bei Scyllium bereits in der Vagusgegend in dem jederseitigen lateralen Gebiet auch in bestimmter Weise koncentrirt und begaben sich so unterhalb des oberen motorischen

Kernes (Textfig. 13 *mk*) nach oben in das sensorische Gebiet, so waren diese Querbündel doch nur von geringerer Mächtigkeit. Dies hängt selbstverständlich mit dem geringen Umfang der einzelnen Vagusbündel und in geradem Verhältnis zu einem solchen der Nerven der Trigeminusgruppe zusammen. Daher kommt es denn, dass diese ganz bestimmte Stellen innehaltende Querfaserung schon von dem Glossopharyngeus an Mächtigkeit gewinnt; sie wird um so mächtiger, je näher die Querschnitte an der Acusticusgruppe liegen. Es kommt somit bei Scyllium, wie nach den Abbildungen anderer Autoren auch bei anderen Vertretern der Selachier, nicht zur Bildung einer äußeren ventrodorsalen Querfaserung — wie ich diese in meiner Vagusarbeit für die Teleostier benannte, — sondern es fasst in sich ein einziges mächtiges Bündel, das der Lage nach der inneren ventrolateralen Querfaserung der Teleostier entspricht, sämmtliche Kreuzungsfasern. Nachdem diese Querfaserung zwischen dem inneren sensorischen Oblongatagebiet (*ok'*) und der dorsolateralen Längsbahn (*rd*) durchtretend, das äußere sensorische Oblongatagebiet (*ok*) erreicht hat, zertheilt sie sich in demselben pinselförmig. Ein inneres Bündel, ganz fest dem Ependym anlagernd, geräth in jenen Abschnitt des äußeren sensorischen Oblongatagebietes, das bei Knochenganoiden und den Selachiern sich zum Lobus trigemini (*l.trg*) entfaltet hat, ein anderes zieht in die Richtung nach der hier noch in lockerer Form vorhandenen Wurzel des Nervus lateralis (*N.L.*) und stellt offenbar Kreuzungsfaser-Verbindungen, Verbindungen sekundärer Art zwischen den beiderseitigen Wurzeln dieser Nerven vor. Eine unterste Portion gelangt in den unteren Abschnitt des äußeren sensorischen Oblongatagebietes und ist hauptsächlich dazu berufen, die beiderseitigen Acusticus-Ursprungsgebiete unter einander in Verbindung zu setzen.

Innerhalb des Unterhornes werden die bereits in dem Vagoglossopharyngeusgebiet zerstreut vorkommenden großen motorischen Zellen immer häufiger, wodurch in der Acusticusgegend schon, die in der Trigemino-Facialisgegend sich überall findenden großen Zellen das Gebiet der Unterhörner auszeichnen. Sie haben, wie wir es für die Forelle weiter unten sehen werden, mit dem eigentlichen Acusticusursprung nichts zu thun, sondern bloß mit dem Trigeminus und Facialis. Die zum Theil auch von diesen Zellen ausgehenden sogenannten Fibrae arcuatae (*farc*) der Autoren sind hier eben so zahlreich vorhanden, wie in der Vagusgegend und in jener des Facialis und des Trigeminus. Die kleinen Ganglienzellen finden sich gleich-

mäßig zerstreut innerhalb des »motorischen Feldes« vor, wie dies für die Vagusgegend angegeben ward.

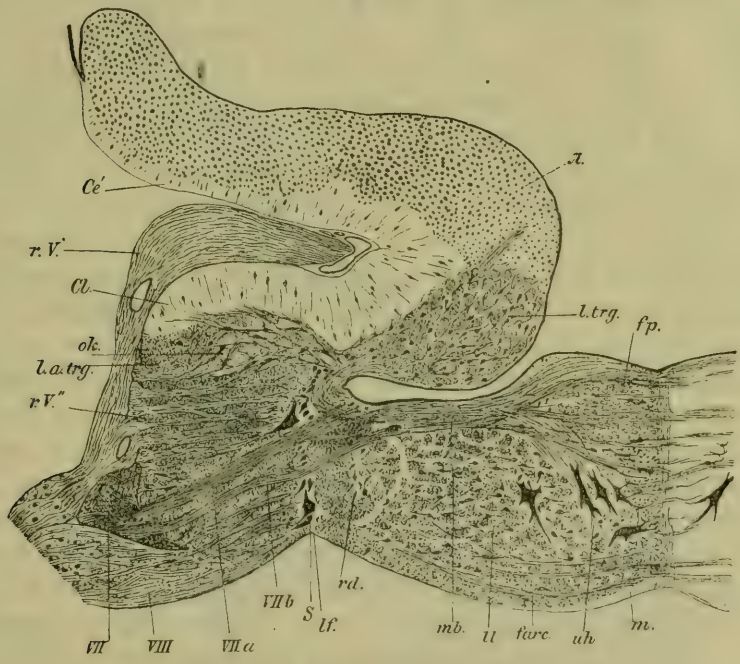
Zwischen der lateralen Seite des motorischen Feldes und der dorsolateralen Längsbahn findet sich eine von oben und innen etwas nach außen und unten ziehende Gruppe kleiner Ganglienzellen (*mk'*), denen ab und zu auch mittelgroße Ganglienzellen einlagern; sie ist schon in der Glossopharyngeusgegend in allerdings etwas schwächerer Gestalt anzutreffen. Stellenweise hängt diese Zellgruppe mit den noch einzeln sich vorfindenden Zellen des oberen motorischen Kernes im mittleren Gebiete zusammen und stammt, wie ich hierfür später bei der Forelle den Nachweis erbringen werde, aus dieser Zellsäule her, von der sie sich durch Nachuntenwanderung im Laufe der Phylogenese hierher verlegt hat.

Die dorsolaterale Längsbahn (*rd*) ist in ihrer früheren Form anzutreffen.

Das innere sensorische Oblongatagebiet findet sich nun in einer modificirten Form vor. Es ist, wie es weiter oben dargestellt wurde, dieses Gebiet, welches in die sogenannten Lobi vagales bei den Selachiern und Knochenganoiden sich gliedert, die aber, wie darauf schon von Goronowitsch hingewiesen ward, nicht alle der Vagusgruppe zum Ursprunge dienen und die allervordersten auch schon dem Facialis und Trigeminus angehören. Bekanntlich kommen diese jederseits perlschnurförmig angeordneten Verdickungen in der größten Zahl bei den Notidaniden vor, wo bei Hexanchus Gegenbaur jederseits sechs solche zählte. Bei den jüngeren Vertretern der Selachier ist aber eine Reduktion bezüglich der Zahl dieser Verdickungen eingetreten und nach den Beobachtungen der Autoren wird die Fünfzahl dominiren. Dieses Verhalten findet sich auch bei Scyllium, wozu aber zu bemerken wäre, dass der erste Lobus dem nach rostralwärts folgenden angegliederten Theil des inneren sensorischen Oblongatagebietes gegenüber nur ganz undeutlich abgegrenzt ist. In der hintersten Acusticusgegend ist bereits keine äußerliche Abgrenzung des inneren sensorischen Gebietes vorhanden und dasselbe ist wegen seiner starken Abflachung (*ok*) von außen überhaupt nicht mehr erkennbar. Aber auch innen zeigt dieses Gebiet ein anderes Verhalten, in so fern die kleinen, zumeist mehr oder weniger randständigen Ganglienzellen bis auf einzelne fehlen und das Gebiet beinahe vollständig von Längsbündeln (Fasciculus longitudinalis, Rohon), die in einzelne Portionen getheilt sind, ausgefüllt wird (Textfig. 14). Es lässt sich auf Querschnitten, noch viel

besser aber auf horizontalen Längsschnitten erkennen, dass der Ursprung dieser Längsfasern weit in die Vagusgegend hineingreift und, dass viele von ihnen noch aus dem vordersten Lobus vagi sensorius entspringen. Außerdem ist auf solchen Schnitten, wie die letzteren, auch ersichtlich, dass wenige ihrer Fasern auch von anderen Orten, bestimmt aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete, in den Längstrang gelangen. Das Längsbündel theilt sich in der Facialisgegend in zwei Portionen, von denen die zweite oder caudalwärtige nach außen liegt und dann auf diese Weise als feinfaseriges,

Fig. 15.



Querschnitt durch die Facialisgegend von Scyllium.

mit Karmin sich auffallend intensiv tingirendes Bündel in den Facialisstamm geräth, dessen sensorische Wurzel (Textfig. 15 *VIIa*) bildend. Die vordere Bündelportion biegt bald darauf in gleicher Weise wie die hintere in den vorderen äußeren Trigeminus, wobei sie mit den Fasern der aufsteigenden Trigeminuswurzel oder den größten Theil der dorsolateralen Längsbahn (Textfig. 16 *rd*) sich vermengt. Diese zweite Portion möge die obere sensorische Wurzel des ersten Trigeminus genannt werden. Die sensorische Wurzel des Facialis und die obere sensorische Wurzel des ersten Trigeminus

zusammen stellen die »obere gekniete Wurzel« der Autoren bei den Fischen vor.

Das äußere sensorische Oblongatagebiet, das sich hier schon besonders stark entfaltet hat und aus dem jener, bei Selachiern und den Knochenganoiden so auffallende Lobus n. trigemini jeder Oblongatahälfte sich herausbildet (*l.trg*), zeigt von seinem charakteristischen Aussehen auch hier kein abweichendes Verhalten. Es besteht, sowie auch sein Abschnitt der Lobus n. trigemini, aus zahlreichen kleineren, feinste Fasern enthaltenden Längsbündeln, die von einander durch ganz schmale Zwischensubstanz geschieden sind und in welchen letzteren die für dieses Gebiet so charakteristischen kleinen Ganglienzellen liegen. Bis auf einen mächtigen Bündelkomplex sind diese Längsbündel ziemlich gleich stark. Jener ansehnliche Längsbündelkomplex liegt ganz lateralwärts in dem Gebiete (*l.a.trg*), ist Anfangs nicht sehr bedeutend und findet sich, wie schon angegeben ward, bereits in der Vagusgegend als ziemlich schmaler Wandbeleg (Textfig. 13 *l.a.trg*) vor. In der Acusticusgegend ist er gedrungener und gewinnt noch an Mächtigkeit in der Trigemino-Facialisgegend (Fig. 14) und obgleich viele seiner Fasern — wie dies besonders an Golgi'schen Präparaten der Forelle festgestellt werden konnte — in die Wurzel des zweiten Trigeminus einbiegen, so setzt er sich doch zum Theil in weiter rostralwärts gelegene Hirngebiete fort. Sein Ursprung ist so wie jener der kleinen Bündel in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet zu suchen, doch möge weiter unten bei der Forelle auf sein Verhalten eingegangen werden.

Ein besonderes Verhalten, was nicht in principieller Verschiedenheit, sondern bloß in der mächtigen Entfaltung der einzelnen Zellen besteht, weist eine Zellgruppe aus dem äußeren sensorischen Gebiete auf, die ihre Lage auswärts von der dorsolateralen Längsbahn, dieser fest angelagert, hat (Fig. 14 *S*). Als eine lateromedial eingeengte, in ventrodorsaler Ausdehnung breite Zellensäule beginnt sie in der hintersten Acusticusgegend und reicht durch die Trigemino-Facialisgegend hindurch bis in die Gegend des ersten Trigeminus, wo sie allmählich in die viel kleineren Zellen des äußeren sensiblen Oblongatagebietes übergeht; somit also in jener Gegend als solche auch aufhört. Ihre Elemente können keinesfalls für ausschließlich — wofür übrigens auch der histologische Nachweis weiter unten erbracht werden soll — den Acusticusursprung in Anspruch genommen werden, da ja ein Theil von ihnen auch sensorischen Fasern des zweiten Trigeminus zum Ursprung dient. Die Elemente

sind — wie ich hierfür weiter unten gleichfalls den Nachweis erbringen werde — gestaltlich von den charakteristischen kleinen Zellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes nicht verschieden, sondern sie sind bloß besonders mächtig entwickelte Elemente gleicher Art. Bemerken möchte ich noch von diesen Zellen, dass, obgleich

Fig. 16.

Querschnitt durch die Gegend des ersten Trigeminus von Scyllium.

sie unter einander keine besonderen Verschiedenheiten aufzuweisen vermögen, viele unter ihnen an Tinktionspräparaten in der Acusticusgegend in so fern sich doch von den anderen unterscheiden, als ihr Körper mit gelblichen Krümeln stark erfüllt ist, was dann die bei den Selachiern so charakteristische »Fibrillenstruktur«, die besonders

bei den motorischen Zellen deutlich auftritt, ganz verdeckt. Solche Einlagerungen kommen in den Zellen der Säule in der Trigemino-Facialisgegend gar nicht vor und es liegt somit möglicherweise hierin ein Grund dafür vor, diese gelbkrümeligen Zellen der Säule für den Acusticusursprung in Anspruch zu nehmen. Da die Zellen dieser Säule von den kleinen Zellen des äußeren sensorischen Gebietes sich bloß durch besondere Größe unterschieden, so würde wohl kein triftiger Grund dafür vorliegen, sie mit einem besonderen Namen zu belegen; thue ich dies trotzdem, so geschieht dies bloß, um sie von einer anderen großzelligen Zellsäule zu unterscheiden. Sie mögen die großzelligen Acustico-Trigeminuskerne heißen.

Auf dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet lagert wie zuvor Textfig. 13) jene caudalwärts gerichtete Verlängerung der Kleinhirnsubstanz, welche von Goronowitsch mit dem Namen Cerebellarleiste (*Cl*) belegt wurde und gegen welche Bezeichnung wohl nichts einzuwenden ist. Sie überzieht dorsalwärts auch den Lobus nervi trigemini und ist mit ihm geweblich eben so innig verbunden, wie mit dem übrigen Theil des äußeren sensorischen Oblongatagebietes.

Dort, wo die obere äußere Wurzel des Trigeminus (Fig. 52 *r. V*) unterhalb des Corpus restiforme (*cr*) gelegen aus dem Lobus n. trigemini entspringt — und dies ist an der ganzen vorderen Acusticusgegend der Fall, so, dass nur der allercaudalste hinterste Theil den vollständigen Überzug besitzt, — wird naturgemäß der Überzug oder die Cerebellarleiste unterbrochen.

Was von dem Acusticusursprung auf Tinktionspräparaten zur Beobachtung gelangt, vergegenwärtigt sehr gut der abgebildete Schnitt (Textfig. 14). Dieser Nerv konstruirt sich aus zahlreichen über einander lagernden Bündeln, zwischen denen Lagen von Längsbündeln sich befinden, die zum Theil weiter nach vorn und hinten zu peripheren Acusticusfasern werden, da ja jedes Nervens Ursprung etwa mit einem etwas angedrückten Pinsel sich vergleichen lässt. Die horizontal von innen nach außen in den Acusticusstamm sich begebenden Faserbündel zertheilen sich, sobald sie bis in das äußere sensorische Oblongatagebiet, beziehungsweise bis an den großkernigen sensorischen Trigeminus-Acusticuskern angelangt sind und nur die oberst, d. h. dorsal gelegensten zwei bis drei Bündel ziehen bis hinauf zur Cerebellarleiste, um in dieselbe sich zu versenken. Es ist sonst kein einziges Bündel vorhanden, das etwa in die motorischen Gebiete sich versenken würde. Auch aus dem kommissuralen Bündel der Acusticusgegend gelangt kein Faserbündel in den Acusticusstamm,

was ja leicht begreiflich erscheint, da die Verbindung zwischen den beiderseitigen Acusticus-Ursprungsgebieten, entsprechend dem rein sensorischen Charakter des Nerven, nur durch die Netzfortsätze (Protoplasmafortsätze Autorum) ihrer Ganglienzellen vermittelt wird.

Es ist schon auf Karminpräparaten ganz deutlich zu erkennen, dass manche große Zellen aus dem großkernigen Trigeminus-Acusticuskerne einen Fortsatz in den Acusticusstamm entsenden; es waren stets Zellen mit gelber Krümelerfüllung.

Einige Schnitte weiter rostralwärts und man gelangt in jene Gegend, wo der Facialis abgeht, zugleich aber noch der vorderste Wurzeltheil des Acusticus und zum Theil der zweite Trigeminus getroffen wird (Fig. 52). Eine solche Stelle zeigt das Querschnittsbild auf Textfig. 15. Hier liegt der Facialisursprung ganz übersichtlich vor, denn beide Wurzeln, sowohl die sensorische als auch die motorische, befinden sich in derselben Querschnittsebene. Es zieht die bereits weiter oben schon erwähnte sensorische Facialiswurzel (*VII a*) aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiete nach außen und gelangt dort in den Facialisstamm (*VII*). Unter ihr, doch getrennt durch Längsfasern von ihr, zieht die motorische Facialiswurzel (*VII b*) nach außen. Sie kommt aus der Gegend der »Raphe« und der Vorderhörner und liegt während ihres Verlaufes unterhalb des kommissuralen Querbündels so, dass beide den Funiculus medianus (*mb*) zwischen sich fassen; bald darauf durchsetzt sie dann die dorsolaterale Längsbahn (*rd*) in deren oberen Hälfte und gelangt dann in den Facialisstamm.

Was die motorische Trigeminuswurzel betrifft, so stammen viele ihrer Fasern erstens aus den Funiculi posteriores und sind sowohl gekreuzte als auch ungekreuzte Elemente unter ihnen, dann aus den großen Zellen der Unterhörner und schließlich aus einzelnen Zellen, die lateralwärts oder oberhalb vom Funiculus medianus gelegen, offenbar von dem oberen motorischen Kerngebiete herstammen. Ich glaube nicht — und hierauf deuten ja auch die mit andern technischen Methoden erzielten Resultate bei der Forelle hin, — dass aus dem großzelligen Acustico-Trigeminuskerne auch nur eine einzige Faser sich den Facialiswurzeln beimengen würde, was bei der Durchsetzung des Kernes durch die beiden Wurzelbündel ersichtlich sein müsste. Zwischen den beiden Facialiswurzeln findet schon innerhalb der Oblongata ein geringer Faseraustausch stellenweise statt, so dass dieselben bei ihrem Eintritt in den Facialisstamm schon gemischter Natur sind.

Die beiden Trigeminuswurzeln, besonders die dünnere motorische, sind ihrer Länge nach verhältnismäßig schwach, doch wird durch ihre ansehnliche Breite diese scheinbare Armuth von Wurzelfasern ausgeglichen.

Damit wären wir denn auch bis an die Gegend des hinteren Trigeminus angelangt. Es gesellt sich jener aus dem Lobus n. trigemini bereits in der Acusticusgegend entstammenden oberen Wurzel (Textfigg. 14, 15 *r.V*) medianwärts die starke untere Wurzel des zweiten Trigeminus (Textfig. 15 *r V''*) an, die aus dem unteren Theil des äußeren sensorischen Oblongatagebietes entspringt. Die horizontal über einander gelegenen, von einander durch Längsfaserschichten getrennten, direkt nach außen gelangenden Bündel entstammen der unteren Hälfte des äußeren sensorischen Oblongatagebietes, dann den großen Ganglienzellen des großzelligen Acustico-Trigeminuskernes (*S*) und dann einem Längsbündel innerhalb des äußeren sensorischen Oblongatagebietes. Letzteres wird erst in der zweiten Hälfte der Gegend des zweiten Trigeminus bemerkbar und erhält sich dann weiterhin nach vorn zu (Textfig. 16 *cb*). Es liegt gerade an jener Stelle, an der sich die aus der »Raphe« kommende Kommissur aufzusplittern beginnt und es lässt sich bei der Forelle sehr deutlich nachweisen, dass dieses Bündel aus plötzlich nach rostralwärts wendenden Kommissuralfasern sich konstruirt. Da er ventrale motorische Gebiete mit dem Kleinhirn verbindet, nenne ich ihn die kommissurale Kleinhirn-Hinterstrangbahn der Oblongata oder kurz kommissurale Bahn. Es würde somit auch durch dieses jederseitige Bündel die Überbrückung zwischen den beiden zweiten Trigemini hergestellt sein. Für Scyllium lässt sich der Nachweis dafür nicht erbringen, dass der zweite Trigeminus Fasern aus dem motorischen Gebiete, wenigstens in beträchtlicherer, an Tinktionspräparaten erkennbarer Zufuhr erhalten würde, womit ich natürlich nicht behaupten möchte, dass motorische Fasern aus dem Unterhorn — unter Anderem etwa durch die Querfaserung — nicht in denselben gerathen würden. Immerhin würde aber auch dann der zweite Trigeminus von Scyllium hauptsächlich sensorische Fasern in sich vereinigen.

Bezüglich des ganzen motorischen Gebietes wüsste ich nichts Neues anzugeben und möchte bloß bemerken, dass jener in der Acusticusgegend schon auftretende, zwischen motorischem Gebiet und der dorsolateralen Längsbahn sich befindende, mehr oder weniger noch kleinzellige, eingeschobene motorische Kern (Textfig. 14 *mk'*) hier

stellenweise eine Unterbrechung erleidet und darum auf einzelnen Schnitten so zu sagen ganz fehlt.

Das Ursprungsgebiet des ersten Trigeminus ist ausgedehnter in der Querbahn als jenes des zweiten. Die dorsolaterale Längsbahn biegt unter fast rechtem Winkel nach außen (Textfig. 16 *rd*) und gelangt mit Ausnahme weniger seiner Fasern in den ersten Trigeminus. Darum wurde dieser zum Theil noch in dem sensorischen Rückenmarksgebiete aufsteigenden Bahn vielfach die Bezeichnung »aufsteigende Trigeminuswurzel« beigelegt. Das ist aber auch die einzige sensorische Wurzel, die der erste Trigeminus empfängt, denn es ist mir nicht gelungen zu beobachten, dass Bündel aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete (*ok*) in den ersten Trigeminus gelangt wären; die übrigen Wurzelfasern gelangen vielmehr aus motorischen Gebieten in denselben. Vor Allem ist ein großzelliger Kern (*mk''*), der, nach innen von der dorsolateralen Längsbahn und somit zwischen ihr und dem sogenannten motorischen Felde gelegen, zahlreiche Fasern in den ersten Trigeminus entsendet, die stellenweise sich auch zu einzelnen Bündeln (*f.mk*) gesellen. Die Lage dieses großzelligen motorischen Kernes, dann die klareren Verhältnisse desselben bei der Forelle und ferner der Umstand, dass er nach caudalwärts zu mit der bereits erwähnten, aus dem oberen motorischen Kern sich entwickelten Zellensäule (Textfig. 14 *mk'*) kontinuirlich zusammenhängt, lassen daran nicht zweifeln, dass dieser Kern nur ein großzelliger vorderster Abschnitt jener Zellensäule sei und somit eben so wie jene aus dem oberen motorischen Kerngebiet durch Nachuntenwanderung sich entfaltet hat. Dieser motorische Kern, der bald vor dem Abgang des ersten Trigeminus aufhört, ist mit dem großzelligen Acustico-Trigeminuskern weder zu verwechseln noch als eine Fortsetzung desselben zu betrachten, da beide von einander stets durch die dorsolaterale Längsbahn geschieden sind. Wenngleich nun dieser motorische Kern dem vorderen Trigeminuskern der Autoren, so u. A. von Fritsch, auch entspricht, so möchte ich, um gleichzeitig auch seine phyletische Herkunft zu kennzeichnen, ihn den vorderen oberen motorischen Trigeminuskern benennen, wobei ich die Bezeichnung »vordere« mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Knochenfischen gewählt habe.

Ein anderes motorisches Trigeminusbündel (*a''*) zieht ganz in gleicher Weise, wie die motorische Wurzel des Facialis, von der »Raphe« aus, zuvor den vorderen oberen motorischen Trigeminuskern durchsetzend, in den ersten Trigeminus. Es bezieht, ähnlich wie

jene Facialiswurzel, seine Fasern theils aus den Funiculi posteriores und sind dieselben somit theils gekreuzt, theils ungekreuzt, zum Theil aus den Ganglienzellen der Unterhörner, unter denen auch in dieser Gegend sich viele auffallend große befinden (*uh*). Dieses Wurzelbündel lagert der Querfaserung eben so fest an, wie die motorische Facialiswurzel, doch erkennt man zwischen ihnen den Funiculus medianus nicht mehr, da er in dieser Gegend bereits aufgehört hat. Diese innere motorische Trigeminuswurzel hat so viele Ähnlichkeit mit der motorischen Facialiswurzel, dass ich in Ermangelung eigener Erfahrung darüber nicht zu entscheiden weiß, ob Fritsch in der schon etwas koncentrirten Oblongata von Raja wirklich die motorische Facialiswurzel, wie er vermuthet, oder diese Trigeminuswurzel vor sich hatte (24, Taf. XIII Fig. 52 *VII.2*). Es entspricht diese Wurzel der ventralen geknieten Trigeminuswurzel Mayser's bei den Knochenfischen. Da Mayser auch die beiden Wurzeln aus dem inneren sensorischen Gebiet als »obere gekniete Wurzel« dem Trigeminus beizählt, wie wir es sehen werden mit Unrecht, so behalte ich bloß die Benennung »gekniete Wurzel« mit Hinweglassung der Bezeichnung »ventral« für diese Wurzelportion (*a''*). Von einiger Bedeutung ist es, dass diese Wurzel mit einigen Bündeln aus dem vorderen oberen motorischen Trigeminuskern zusammen den Ramus ophthalmicus profundus (*r.op*) bildet. Damit ist denn auch der direkte Nachweis dafür erbracht, dass dieser Zweig des ersten Trigeminus ein ausschließlich motorischer Nerv ist.

Der Hauptstamm des ersten Trigeminus erhält außer der sogenannten aufsteigenden Trigeminuswurzel, die ja sensorischer Natur ist, und dem Bündel aus dem vorderen oberen motorischen Trigeminuskern noch einen mächtigen Zuwachs von Wurzelfasern aus dem unteren motorischen Oblongatagebiet. Es sind dies eine große Zahl von Wurzelfasern (*β*), die ventralwärts in den ersten Trigeminusstamm gelangen. Auf Karmin- und Weigert'schen Präparaten war bloß feststellbar, dass diese Fasern theils aus den großen Ganglienzellen der Unterhörner derselben Seite, theils aus solchen der entgegengesetzten Seite als »Fibrae arcuatae« (*farc*) hierher gelangen.

Das hier kurz, zum Theil nur nach Tinktionspräparaten über den Ursprung der Trigeminus-Facialisgruppe entworfene Bild ist nach den Forderungen der zeitigen Hirnforschung kein befriedigendes, was zu leisten allerdings auch nicht beabsichtigt war. Meine Absicht,

die ich erreicht zu haben hoffe, war bloß die, die etwas schon sekundär veränderten Verhältnisse bei der Forelle, die ich mir als Material für die Erforschung der feineren histologischen Verhältnisse gewählt habe, durch die Erörterung der bisher in Zusammenhang nicht vorgeführten topographischen Verhältnisse eines Haies verständlicher zu machen.

Wenn wir nun das bei dem Selachier Ermittelte zusammenfassen, so ergiebt sich Folgendes. Der Acusticus entspringt aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet und die Wurzelfasern gelangen in den breiten Acusticusstamm, der viele Ganglienzellen führt. Obgleich die Ursprungsgebiete des Acusticus mit jenem des Facialis und dem zweiten Trigeminus zusammenstoßen, so ist die Zusammenschiebung doch nicht so groß, um ein Unterscheiden einzelner Territorien zu verhindern.

Von den spinalen Nerven wissen wir, und auch die diesen bezüglich ihres Ursprunges unter den segmentalen Kopfnerven am nächsten stehende Vagusgruppe zeigt dies deutlich, dass sie aus allen drei Gebieten des centralen Nervensystems, nämlich: aus dem sensorischen, dem oberen und unteren motorischen, Ursprungsfasern beziehen. Da nun der Facialis aus den motorischen Gebieten, doch bloß aus einem beschränkten Theile des sensorischen Gebietes Fasern erhält, der Acusticus aber nur aus dem vom Facialis nicht benutzten größeren sensorischen Gebiete sich konstruirt, so wird auch durch die centralen Ursprungsverhältnisse die ergänzende Beziehung beider Nerven zu einander klar gestellt.

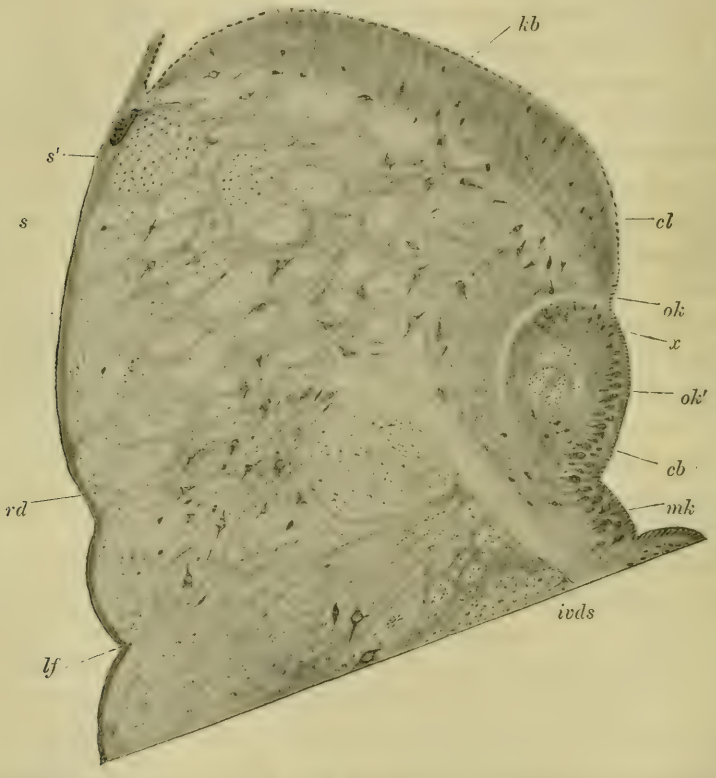
Bezüglich des Trigeminus erbringen die Ursprungsverhältnisse keinen Beweis dafür, dass die beiden Trigemini zwei Segmenten angehören würden, vielmehr verhält sich nach diesen der hintere Trigeminus zum vorderen, wie der Acusticus zum Facialis, denn während letztere gerade so wie der Facialis aus den beiden motorischen Gebieten und aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiete entspringt, nimmt der zweite Trigeminus seinen Ursprung nach Art des Acusticus hauptsächlich aus dem sensorischen Trigeminusgebiet. Es würde dann das Ganglion Gasseri allein mit einem spinalen Ganglion schlechterdings zu vergleichen sein, während die beiden anderen Trigeminusganglien als sekundär von diesem abgetrennte Gebilde zu betrachten sind. Es ist ferner der Ramus ophthalmicus superficialis ein sensorischer, dem zweiten Trigeminus angehöriger

und der R. ophthalmicus profundus ein dem ersten Trigeminus angehöriger motorischer Ast.

Indem ich diese Ergebnisse noch weiterhin zu verwerthen trachte, möchte ich jetzt die Ursprungsverhältnisse der Trigeminus-Facialisgruppe bei Salmo genauer beschreiben.

Wir haben weiter oben bei Gelegenheit der Recapitulation des Vagusgebietes die Oblongata in der Vorvagalgegend verlassen und

Fig. 17.



Querschnitt aus der Gegend zwischen Vagus und Acusticus der Oblongata von Salmo fario.

wollen, bevor wir auf die Acustico-Facialisgegend übergehen, uns noch einmal mit der Topographie, besonders der dorsalen Theile der vorderen Vagusgegend, etwas befassen. In der dorsalen Hälfte der Oblongata ist durch das Auftreten der Cerebellarleiste (Textfigur 17 *cl*), die im Querschnitte kappenförmig auf jeder Seite dem äußeren sonsorischen Oblongatagebiete (*ok*) aufsitzt, eine Veränderung eingetreten. Dieses Gebiet zeigt nun in so fern auch ein verschiedenes Verhalten, als in

ihm nun mehrere kompakte kleinere Längsbündel sich befinden und lateralwärts jene schon in der vorderen Vagusgegend sich zeigenden Längsbündelsysteme (Textfigur 9 *s*), einen ganz ansehnlichen Zuwachs erhalten haben (Textfigur 17 *s*); besonders ist es ein lateralst und zugleich dorsalst gelegenes breitfaserig durchaus markhaltiges Längsbündel, das sofort auffällt (*s'*). Man kann sagen, dass jetzt beinahe die ganze laterale Hälfte des oberen sensorischen Oblongatagebietes von Längsfasersystemen eingenommen wird. Es sind dies solche Systeme, die zum Theil auch absteigende Kleinhirnbahnen für die Vagusgruppe enthalten, zum größten Theil aber von aufsteigenden, für die Trigemino-Facialisgruppe bestimmten Bündeln gebildet werden, welche entweder aus dem oberen sensorischen Oblongatagebiete oder zum Theil wenigstens aus der Cerebellarleiste entspringen und vielfach Bahnen zweiter Ordnung sind.

Die dorsolaterale Längsbahn (*rd*) ist schmächtiger wie in der Vagusgegend (Textfigur 9 *rd*), was daher rührt, dass ein Theil ihrer Fasern in die Vagusgruppe abgegeben ward (Fig. 34 *rd*). Dafür ist aber das Bündel nur kompakter geworden. Die Längsbahn ist schon ventralwärts gerückt und liegt nun an der inneren ventralen Grenze des sensorischen Oblongatagebietes und unterhalb der kommissuralen Ausstrahlung der inneren ventrodorsalen Ausstrahlung (Textfig. 17 *ivds*). Zwischen dieser Ausstrahlung liegt in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete bereits ein kleines Längsbündel, der Beginn der bereits bei Scyllium erwähnten kommissuralen Längsbahn oder Bündel (Fig. 33 *cb*).

Das innere sensorische Oblongatagebiet (*ok'*) ist verhältnismäßig zu seinem Umfange in der Vagusgegend geringer geworden, doch ist die corticale Ganglienzellschicht noch recht deutlich. In seinem Inneren tritt das Längsbündel, welches weiter rostralwärts die sensorische Facialiswurzel und daraufhin die sensorische Wurzel in den zweiten Trigeminuskomplex von Salmo (in den ersten Trigeminus bei Scyllium) aus sich abgiebt, schon vorhanden; es zerfällt in mehrere kleinere Bündel, die rosettenförmig fast an einander lagern.

Obgleich der obere motorische Kern noch vorhanden ist, ist er, da der großzellige vagale Theil schon aufgehört hat, unansehnlicher geworden (Fig. 33 *mk*). In dem rostralen motorischen Abschnitt der Oblongata sind die Verhältnisse mit wenig Veränderungen von ganz untergeordneter Bedeutung dieselben geblieben, wie in der Vagusgegend.

Hiermit wären wir denn auch in der Acustico-Facialisgegend angelangt. An der Stelle, wo der Acusticus von der Oblon-

gata abgeht (Figg. 1—3 *VIII*), verlässt auch die überwiegend sensorische Wurzel des Facialis (*VIIa*) das Centralorgan. Hauptsächlich ist es jenes bereits in der Vorvagalgegend genannte breitfaserige Längsbündel unter der Cerebellarleiste, lateralst in dem sensorischen Oblongatagebiete, welches als aufsteigende Acusticuswurzel (Textfigur 17 *s'*) in den Hörnerven einbiegt. Andere kleinere Bündel von ganz geringer Zahl und Breite vermehren die Zahl der aufsteigenden Wurzelfasern. Viele, besonders ventralwärts von der aufsteigenden Acusticuswurzel gelegene Längsbündel (*s*), durchsetzen die Acusticusgegend und gelangen weiter rostralwärts, um zum Theil zu Trigeminuswurzelfasern zu werden. Aber auch von dem dorsalst in der Acusticusgegend gelegenen breitfaserig-markhaltigen Bündel gelangen viele rostralwärts, um dann vor dem Acusticus zu der mächtigen, im Querschnitt aus rosettenförmig an einander gereihten Längsbündeln bestehenden oberen aufsteigenden sensorischen Trigeminuswurzel (Fig. 4 *l.a.trg*) zu werden.

Sowohl durch das massenhafte Auftreten lateralwärts gruppirter längsverlaufender Wurzelfasern, sowie auch durch die innerhalb der grauen Substanz des sensorischen Gebietes in viel geringerer Menge sich vorfindenden Längsbündel büßt der eigentliche sensorische Kern viel an grauer Substanz ein, was aber einigermaßen dadurch kompensirt wird, dass zwischen den Längsbündelgruppen überall kleine Ganglienzellen und mit ihnen auch graue Substanz sich vorfindet. Der unterhalb der sensorischen Facialiswurzel (Fig. 3 *VIIa*) sich befindende Theil (*sk*) des äußeren sensorischen Gebietes ist frei von Längsbündelkomplexen und bloß einzelne Längsfasern durchziehen ihn. Die in der Acusticus-Facialisgegend den Nerven entsprechende mächtige ventrodorsale Querfaserung theilt sich, angelangt in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet, wie ehedem in ein oberes und ein unteres Bündel. An der Theilungsstelle liegt ventral von der sensorischen Facialiswurzel die noch immer schwache kommissurale Längsbahn (*cb*). Die beiden Theile der Querfaserung vertheilen sich pinselförmig, der obere in der oberen und der untere in der unteren Hälfte des äußeren sensorischen Oblongatagebietes. Fest unter dem unteren Theil der Querfaserung liegt außerdem die im Querschnitt ovale dorsolaterale Längsbahn (*rd*), welche ventromedian fest an die äußere Lateralbahn (*all*) anschließt.

Das innere sensorische Oblongatagebiet (*ok'*) besitzt noch immer seine corticale Ganglienzelllage, doch wird sein Inneres beinahe ganz von dem nun einheitlichen Längsbündel (*ok''*) ausgefüllt, das

noch in einem fort Verstärkungen aus den kleinen Ganglienzellen erhält.

Die Grenze zwischen der sensorischen und der motorischen Hälfte der jederseitigen Oblongata wird wie auch bisher lateralwärts durch die Lateralfurche (*lf*) markirt, und in der Rautengrube wird diese Grenze durch die Längsrinne oberhalb des oberen motorischen Kernes gegeben. Der obere motorische Kern führt noch immer viele sehr kleine und hellkernige Ganglienzellen (Figg. 3, 35 *mk*), deren Schicht ganz kontinuirlich in die corticale Ganglienzellschicht des inneren sensorischen Oblongatagebietes übergeht, so, dass auch innerhalb der Grenzfurche zwischen beiden, solche Zellen angetroffen werden (Fig. 3). Es giebt aber eine Stelle zwischen der Vagus- und der Acustico-Facialisgegend, an der das obere motorische Kerngebiet völlig frei von größeren Ganglienzellen ist (Textfigur 17), von wo angefangen aber, wenn auch nur mit geringen Unterbrechungen, abermals größere Ganglienzellen auftreten. Es ist immer nur eine kleinere Gruppe von höchstens vier birnförmig nach unten zu verlängerten Zellen, die gerade zwischen dem oberen und unteren motorischen Gebiete sich befinden. Sie erreichen nie die Ependymschicht wie die Zellen im oberen motorischen Vaguskerne, sondern sind von derselben stets etwas entfernt. Diese Verschiebung dieser motorischen Zellen aus der ursprünglich ganz corticalen Lage nach ventralwärts, kann dann stellenweise eine verschieden große sein. Man findet nämlich diese Zellen oft so weit ventralwärts vorgeschoben, dass sie die Querfaserung unterbrechen (Fig. 3) oder sogar unter dieselbe gelangen, ähnlich wie vielfach in der Trigeminusgegend (Fig. 4 *mk'*). Es kann dies aber auch so weit gehen, dass sie tief ventrolateral zwischen äußere (Fig. 3 *all*) und innere (*ill*) Lateralbahn gerathen (*mk'*). In derselben Querebene können höher und tiefer gelegene Zellgruppen vorkommen (Fig. 3), und es können solche auch durch einzelne Zwischenzellen mit einander verbunden sein. Dieses Verhalten beweist die Richtigkeit der weiter oben bei Scyllium mitgetheilten Ansicht, nach welcher der vordere obere motorische Trigeminuskern aus dem oberen motorischen Kern durch allmähliche Nachventralverschiebung sich entfaltet hat. Diesbezüglich würde also bei Salmo noch ein ursprünglicherer Zustand gewahrt worden sein als bei jenem Hai. Ein vorderer oberer motorischer Trigeminuskern kommt in einer wohlumschriebenen Form, doch in ursprünglicherer Lage als bei Scyllium bei Salmo vor (Figg. 9, 33, 34 *mk''*), doch ist auch selbst der caudalste Abschnitt der gesammten Ein-

schiebung bei dem Knochenfische vermöge der großen Zellen auffallender wie bei dem Selachier. Wenn ferner diese ganze Kerneinschiebung stellenweise — besonders vor und hinter einzelnen riesig entwickelten Elementen wie u. A. der Mauthner'schen Zelle — auch kleine Unterbrechungen erleidet, so ist im Großen und Ganzen ihre Kontinuität sowohl bei Scyllium als auch bei Salmo erhalten, was auf einzelnen Längsschnitten wenigstens für eine bestimmte Strecke gut zum Ausdruck gelangt (Fig. 37 *mk'*), und darum will ich diesen ganzen Kernkomplex oder Säule schon des phyletischen Verständnisses halber und wegen später zu befolgenden Vergleichungen die eingeschobene Zellensäule der Oblongata bezeichnen.

Der hinterste in der Acustico-Facialisgegend gelegene Abschnitt der eingeschobenen Zellsäule dient der motorischen Wurzel des Facialis zum theilweisen Ursprunge und der rostralwärts folgende dem Trigeminus, es wäre aber wegen der starken Vorwärtsverschiebung der motorischen Facialiswurzel von Salmo die Stelle sehr schwer anzugeben, von wo aus dieser Ursprung von Trigeminuswurzelfasern beginnt und derselbe des motorischen Facialis aufhört. Es greifen aber die beiden Gebiete eben so, wie jene des großzelligen sensorischen Acustico-Trigeminuskernes stark in einander.

Gerade an der Stelle, wo die sensorische Facialiswurzel abgeht, finde ich, dass in gleicher Höhe mit der Querfaserung eine der Zellen der eingeschobenen Zellsäule besonders stark entwickelt ist (Fig. 3). Bei verschiedenen Individuen schwankt jedoch die Größe dieser Zelle und zwar zwischen 0,48 und 0,81 mm. Es ist überhaupt bezeichnend für die eingeschobene Zellsäule, dass sie zur Bildung von Kolossalzellen neigt; so ist es der Fall mit der Riesenzelle jederseits in der hinteren Trigeminusgegend (nicht in der Acusticusgegend, wie dies Mayser, Fritsch u. A. meinen), die der Mauthner'schen Faser zum Ursprung dient. Bei den Cyprinoiden, wo in Folge der großen Koncentration innerhalb der Oblongata die Einschiebung der Zellensäule weiter caudalwärts reicht und selbst den Glossopharyngeusursprung noch berührt — wie denn überhaupt durch die weitere Koncentration auch bei Amnioten Verschiebungen dieses Kernes in der Vagusgegend erfolgen —, findet sich nicht nur in dem oberen motorischen Glossopharyngeuskern jederseits eine riesige Zelle vor, sondern selbst in der speciellen Vagusgegend ist die Neigung dieser Zellsäule zur Riesenzellenbildung vorhanden. Es ließ sich mit der Silberschwärzung speciell bei dem Karpfen nachweisen (39), dass diese Zelle von ihren zwei Achsencylinder-

fortsätzen einen in die gleichseitige und den anderen durch die Funiculi posteriores quer durch in die anderseitige Glossopharyngeuswurzel gelangen lässt.

Die beiden Längsbahnen, nämlich die äußere (*all*) und die innere (*ill*), sind nicht mehr wie in der mittleren und hinteren Vagusgegend durch die äußere Querfaserung von einander getrennt, denn diese als solche ist nur in jener Gegend vorhanden, sondern durch den eingeschobenen Kern. Auf dem Querschnitt haben beide eine längsschmale Gestalt und lagern dort, wo der Kern für ganz kurze Zeit unterbrochen ist, ganz fest an einander. Beide Längsbahnen führen dorsalwärts kräftige markhaltige Längsfasern, die zum Theil wenigstens bis in das Rückenmark verfolgbar sind, wo sie — wie ich es im Laufe dieser Arbeit schon mehrmals erwähnt habe und seiner Zeit (39) auch genauer dargestellt habe — ihre Lage auch dort in dem oberen Theil des Lateralstranges, dessen theilweise Fortsetzung ja die beiden Längsbahnen in der Oblongata sind, haben. Lateralwärts gehen beide Längsbahnen allmählich in die sich dort findende graue Substanz über. Von dieser wäre zu erwähnen, dass das Unterhorn ganz kontinuirlich in dieselbe übergeht. Sie führt siele sporadisch eingestreute marklose und markhaltige Längsfasern und geht nach oben zu an der Lateralfurche (*lf*) ganz kontinuirlich in die untere Hälfte des äußeren sensorischen Oblongatagebietes über. Zahlreiche »Fibrae arcuatae« durchziehen die laterale graue Masse, doch nicht in einzelne Bündel gruppirt, wie dies bei den Selachiern ein so charakteristisches, an Amnioten anschließendes Vorkommnis ist, sondern wirr durch einander.

Unterhalb des Unterhornes (*uh*) befindet sich wie ehedem die ventrale Längsbahn (*vll*). Die Funiculi posteriores bleiben unverändert. Mit Beginn des Trigemino-Facialisgebietes zeigen die großen Zellen der Vorderhörner ein verändertes Aussehen gegenüber jenem der Vagusgegend. Ihr Körper ist feiner gekörnt und wird durch ammoniakalischen Karmin weniger intensiv gefärbt wie jener derer der hinteren Gegend.

Nach der Erörterung der Topographie sollen die feineren Ursprungsverhältnisse des Acusticus und Facialis, welche durch die Silberschwärzung gewonnen wurden, besprochen werden. Als Objekt dienten mir zahlreiche junge, aber völlig entwickelte Exemplare von Salmo fario und nur ab und zu Larven und Embryonen von Salmo irideus und salar. Wenn es speciell nicht erwähnt wird, so sind aber immer die Verhältnisse des entwickelten Thieres von der Bachforelle gemeint.

Das Gebiet, aus denen der Acusticus seine Ursprungsfasern bezieht, wurde bereits bei Gelegenheit der Erörterung der topographischen Verhältnisse des Scyllium weiter oben gekennzeichnet, und thatsächlich ergab auch die Anwendung der Golgi'schen Technik keine Anhaltspunkte dafür, dass der Hörnerv außer dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete und der Cerebellarleiste beziehungsweise aus dem Kleinhirn — so weit letzteres nicht durch sekundäre, vermittelnde Bahnen mit Ursprungscentren des Nerven bloß in Verbindung tritt — von sonst wo aus dem centralen Nervensystem Wurzelfasern erhalten sollte. In letzterem ist das Hauptgebiet des Acusticusursprunges das sensorische Oblongatagebiet, besonders, doch nicht ausschließlich des Acusticus-Facialisgebietes.

Innerhalb des sensorischen Oblongatagebietes können die peripheren Wurzelfasern auf zweierlei Weise entstehen, erstens aus dem centralen Nervennetz und dann aus Ganglienzellen. Der erste Fall wird bekanntlich von der neuen Schule anders aufgefasst, man sagt: die sensorische Faser entsteht aus einer spinalen Ganglienzelle und verläuft peripherwärts, der oppositipole Fortsatz der Zelle aber — so weit die primären Formen dieser Zellen gemeint werden — begiebt sich in das centrale Nervensystem, um sich dort in »Endbäumchen« aufzulösen. Ich vermag dieser Auffassung nur in so fern beizupflichten, als bei dem Ursprung der sensorischen Faser, jener aus dem spinalen Ganglion gemeint wird, nicht aber, in so fern überhaupt der Ursprung einer sensorischen Faser in Betracht kommt. Man könnte also sagen: Die Wurzelfasern des Acusticus entspringen immer aus Ganglienzellen, und zwar entweder extramedullär, was ein primärerer Zustand ist, oder intramedullär. Wenn ich also von einem indirekten oder Netzursprunge im Sinne meiner früheren Auffassung (39, 40, 41, 44, 45) rede, so geschieht dies, weil ich vom centralen Nervensystem spreche, dann aber auch darum, weil ich nicht sicher weiß, ob es nicht auch sensorische Fasern giebt, die überhaupt mit Ganglienzellen direkt nichts zu thun haben. Solche Fasern »indirekten Ursprunges« (44) aus dem centralen Nervennetz giebt es in dem sensorischen Oblongatagebiet viele. Sie ziehen mehr (Fig. 42, *37*) oder weniger tief (*44*) in das Gebiet hinein und verästeln sich dort im centralen Nervennetz. Manche unter ihnen theilen sich auch dichotomisch, doch nicht in so charakteristischer Weise, wie viele sensorische Fasern des Rückenmarkes, wobei der eine Ast rostralwärts und der andere caudalwärts zieht, doch wie weit, das vermag ich nicht

anzugeben. Ob solche Fasern durch die innere Querfaserung hindurch auch auf die anderseitige Oblongatahälfte gelangen, um sich erst dort in dem sensorischen Gebiete zu verästeln, blieb mir unbekannt, womit ich freilich ein solches Verhalten nicht leugnen möchte, doch halte ich es für unwahrscheinlich.

Diese indirekte Ursprungsweise wäre, wie wir weiter oben gesehen haben, nach VAN GEHUCHTEN die einzige Art des Acusticusfaser-Ursprunges, und es gebe nach ihm in diesem Sinne eigentlich nur einen extramedullären Acusticuskern, nämlich das Ganglion oticum. Es bewährt sich hier aber eben so, wie es sich auch bezüglich des Vagusursprunges bewährt hat, was ich früher gesagt habe (43), nämlich dass man, um sicheren Aufschluss zu erhalten, bei den Embryonen nicht stehen bleiben dürfte. Es entspringen mindestens eben so viele Wurzelfasern des Acusticus intramedullär aus Ganglienzellen, wie extramedullär aus dem Ganglion oticum. Die vielen kleinen Ganglienzellen in dem sensorischen Gebiete sind in der Acusticusgegend anders gestaltet als in der Vagusgegend, was auch durch das charakteristische und sonst allgemein bekannte Aussehen der Achsencylinder sich denen und den Zellen des Teleostier-Rückenmarkes gegenüber kund giebt. Die Zellen erinnern eben so wie in dem Trigeminusgebiete, abgesehen von ihrer Kleinheit, vielfach lebhaft an die PURKINJE'schen Zellen des Kleinhirns oder doch der Cerebellarleiste. Es sind aber von den Formen der Vagusgegend bis zu jenen extremsten, an die PURKINJE'schen Zellen erinnernde Formen, viele vermittelnde Formen vorhanden. Viele unter den Zellen des sensorischen Gebietes haben bei einem geringen Zellleib (*33*) eine ausgesprochene oppositipole Gestalt mit zwei Netzfortsätzen oder »Dendriten«, wie die neue Bezeichnung lautet, die ich jedoch aus bekannten Gründen nicht benutzen kann. Der feine Achsencylinder[1] tritt dann entweder direkt vom Zellleib (*36'*) oder von einem der beiden Netzfortsätze (*33*) ab. Oft hat er einen vielfach schlängelnden Verlauf, bevor er in den Acusticus gelangt, und wird an der Grenze zwischen Nervenstamm und Centralnervensystem etwas dicker. Dieses Dickerwerden an genannter Stelle ist eine Eigenschaft, welche sämmtlichen sensorischen Fasern des Acusticus, die aus Ganglienzellen der Oblongata stammen, gemein-

[1] Unter Achsencylinder verstehe ich immer nur einen solchen Zellenfortsatz, der zu einer peripheren Faser wird und außer seinen Collateralen sich im centralen Nervensystem nicht auflöst, was bekanntlich das »Neuron« der neueren Schule auch thun kann.

sam ist. Andere Zellen besitzen einen sehr dicken, ganz kurzen Netzfortsatz, aus dem sich viele Äste abzweigen, und die Zelle erscheint dann buschig (*34*). Der Achsencylinder tritt von dem abgerundeten anderen Ende der Zelle mit deutlichem Nervenhügel ab. Es giebt aber auch Zellen mit drei und vier groben Netzfortsätzen (*32*) und mit einem, wie immer recht feinen Achsencylinderfortsatz; diese dürften als Übergangsformen von denen, wie sie die Vagusgegend aufweist (39, Figg. 19, 20), zu den oben beschriebenen gelten. Manche, sehr charakteristischer Weise weit peripher an dem Wurzelabgange des Acusticus gelegene Zellen (*35*)[1] zeichnen sich dadurch aus, dass sie einen ihrer sehr langen Netzfortsätze bis weit hinauf unter die Cerebralleiste entsenden, die andere aber bis weit hinunter an die Grenze zwischen äußerem sensorischen Oblongatagebiet und motorischem Gebiet schicken und somit mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse der Oblongata gerichtet sind. Auch bei diesen öfter größeren, doch nicht ganz großen Zellen ist der stets aus dem Zellleib abgehende Achsencylinder sehr fein.

Es ist mir nie gelungen, Achsencylinder aus den Zellen des sensorischen Acusticusgebietes zu beobachten, die ihren Achsencylinder mit der Querfaserung auf die anderseitige Oblongatahälfte entsandt hätten.

Man findet oft geschwärzte längsverlaufende Fasern (*38*), und zwar sowohl markhaltige als auch marklose, die plötzlich nach außen biegen und in den Acusticusstamm gelangen. Es kommen diese entweder aus weiter vor- oder rückwärts gelegenen Ganglienzellen obiger Arten oder aus der Cerebellarleiste.

Bisher habe ich eine Gruppe großer Zellen, die vom rostralwärtigen Ende der Acusticusgegend bis tief in die Gegend des zweiten Trigeminus reicht (Figg. 33, 34, 35, 37 *S*) und oberhalb der dorsolateralen Längsbahn in dem sensorischen Oblongatagebiet gelegen ist (Fig. 4 *S*), nicht erwähnt. Dieser ausschließlich dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete angehörende Kern ist homolog dem großzelligen sensorischen Kern von Scyllium (Textfigg. 14, 15 *S*), und obgleich er bei Salmo nach caudalwärts zu nicht mehr in das engere Gebiet des Acusticus hineinreicht, so gehört er zum Theil doch dem Acusticus an, wofür übrigens auch die in dieser Beziehung primärer erscheinenden Verhältnisse von Scyllium einstehen. Es bedarf aber

[1] Diese Zelle wurde nur wegen Raummangel so eingetragen, dass sie den Achsencylinder in die sensorische Facialiswurzel entsendet.

horizontaler mit der Silbermethode geschwärzter Längsschnitte von Embryonen, um den Nachweis dafür zu erbringen, dass einige dieser Riesenzellen auch feine, an Breite ihrer Körpergröße durchaus nicht entsprechende Achsencylinder in den Acusticusstamm entsenden[1]. Die specielle Beschreibung dieser Zellen (Fig. 46, *23*), die sich zweifellos durch enorme Entfaltung aus den kleinen Zellen des äußeren sensorischen Gebietes entwickelten und somit riesige sensorische intercerebrale Zellen vorstellen, möge erst bei dem Trigeminusursprunge erfolgen.

Um einen Einblick in das ganze äußere sensorische Gebiet der Oblongata, aus dem der Acusticus seine Wurzelfasern sammelt, zu gewinnen, bedarf es aber unbedingt auch noch der nach der Weigert'schen Lackmethode behandelter Horizontalschnitte. Es zeigt sich dann (Fig. 33 mit roth), dass dieses Gebiet ein ungemein ausgedehntes ist, nach hinten bis weit in das hintere Vagusgebiet und nach vorn zu bis knapp vor dem vorderen oberen motorischen Kern des Trigeminus (*mk''*) reichend, selbst die Mittelhirngrenze berührt. Von hier reicht noch ein lockeres Bündel (*VIII.vk*) nach caudalwärts und, indem dann seine Fasern in der Gegend des zweiten Trigeminus (*V''*) aus einander weichend, diese Gegend durchsetzen, gelangen sie lateralwärts in den Acusticus. Ein anderes absteigendes Bündel (*VIII.vk*) ist gerade bis zu einer kleinen Gruppe von Zellen im äußeren sensorischen Oblongatagebiete verfolgbar, aus der Wurzelfasern für den zweiten Trigeminus entspringen, und es lassen sich geschwärzte Fasern bis zu den auf solchen Präparaten strohgelben Ganglienzellen verfolgen; von derselben Stelle senden aber auch andere jenen Zellen benachbarte Zellen ganz gleicher Art Acusticusfasern von sich ab. Auch die von caudalwärts in den Acusticus aufsteigenden Wurzelfasern verlaufen vielfach neben den aufsteigenden Trigeminusfasern im äußeren sensorischen Oblongatagebiete, und auch dort kommt es stellenweise vor, dass beiderlei Fasern ihre Ursprungselemente neben einander haben. Es wird freilich ein guter Theil dieser Acusticus- und Trigeminusfasern als

[1] Immerhin sind diese Wurzelfasern dicker wie die centralen Fortsätze der Ganglienzellen des Ganglion oticum und wie Achsencylinder aus den Zellen der Cerebellarleiste. Breitere Achsencylinder kommen aber außer diesen großen Zellen auch aus weniger großen Zellen des äußeren sensorischen Gebietes. Dadurch findet die bereits von Max Schultze gemachte und von Fritsch bestätigte Beobachtung, die äußere Facialiswurzel führe verschiedene breite Fasern, ihre Erklärung.

solche aufzufassen sein, die als centraler Fortsatz der spinalen Ganglienzellen in das Centralorgan gelangten, um, sich dann dort dichotomisch theilend, mit einem ihrer Äste in weiter rostral- und mit dem anderen in weiter caudalwärts gelegenen Regionen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes sich begebend, in dessen centrales Nervennetz aufzulösen. Es würden dann vielfach auf- und absteigende Längsfasern neben einander verlaufen und darum könnte nur schlechterdings das ganze Bündel je nach dem Übermaß der Fasern mit dem Zusatz auf- oder absteigend versehen werden. So ist es unter Anderem auch der Fall mit einem bereits erwähnten Bündelsystem, welches ich sowohl bei Scyllium (Textfigg. 14—15 *l.a.trg*) als auch bei Salmo (Fig. 4 *l.a.trg*) als dorsale aufsteigende Trigeminuswurzel bezeichnete, das aber, wie dies das WEIGERT'sche Präparat genügend zeigt (Fig. 33 *l.a.trg*), auch ein gut Theil der absteigenden Acusticuswurzel in sich führt. Hiermit wollte ich darauf hinweisen, wie vorsichtig man mit den Benennungen in gleichen Fällen sein muss und, wie gerade in dem gegebenen Falle, wenn es eben anders nicht geht, eine Benennung gebrauchen muss, die nur zum Theil die wirkliche Eigenschaft eines Bündels bezeichnet, man wenigstens das Übrige genauestens angeben müsste.

Wenn wir nun das Bisherige zusammenfassen, so ergiebt es sich, dass diejenigen Wurzelfasern des Acusticus, welche ihren Ursprung entweder aus dem Nervennetz oder aus Ganglienzellen (indirekter und direkter Ursprung mihi) des äußeren sensorischen Oblongatagebietes nehmen, wenn wir den Acusticusstamm als den Stiel eines Malerpinsels betrachten wollen, sich vergleichsweise so verhalten, wie beiläufig ein an einer harten Unterlage festgedrückter Pinsel, d. h. Fasern, die nach verschiedenen Richtungen, hauptsächlich in der Ebene, aus einander strahlen. Außerdem ergab es sich auch, dass die zumeist aufsteigenden[1] Trigeminuswurzelfasern mit

[1] Die Bezeichnung ab- und aufsteigend für eine Nervenwurzel kann in doppeltem Sinne gebraucht werden, je nachdem man die Sache im morphologischen oder physiologischen Sinne betrachtet. Im morphologischen Sinne kann eine Wurzel aufsteigend sein, wenn sie überhaupt zuvor nach oben (rostralwärts mit Ausnahme des Menschen) sich wendet, um sich dann in einen Nervenstamm zu begeben. In diesem Sinne könnten Faserbündel, die im Centralnervensystem aus Ganglienzellen entspringen, aufsteigend oder absteigend sein, je nachdem ihr Ursprungsgebiet rostralwärts (oberhalb) oder caudalwärts (unterhalb) von der peripheren Austrittsstelle liegt. Dies würde für solche Faserbündel auch im physiologischen Sinne volle Geltung haben, da ja jedes Mal eine centrifugale Leitung durch solche Bündel erfolgt, vorausgesetzt, dass es

Acusticuswurzelfasern nicht nur vielfach neben einander verlaufen, sondern auch aus nächster Nähe von ihnen entspringen. Dies erfolgte in diesem hohen Grade bei den Teleostiern offenbar durch die hochgradige Koncentration der Oblongata.

Ich habe bereits angegeben, dass der Acusticus auch Wurzelfasern aus der Cerebellarleiste bezieht, und es wäre somit hier die Struktur der Cerebellarleiste, in so fern sie uns hier angeht, näher ins Auge zu fassen. Auf karmintingirten Querschnitten erkennt man bereits, dass die vom Ependym überzogene Cerebellarleiste (Fig. 3 *cl*) aus einer intensiv färbbaren Substanz besteht, wofür die Bezeichnung graue Substanz am zutreffendsten ist, und welche von vertikal gestellten und sich auch in dieser Weise verästelnden helleren Zügen durchsetzt wird. Es ist dies dasselbe Bild, das uns die Kleinhirnrinde bietet, und im Wesentlichen besitzt die Cerebellarleiste auch den gleichen Bau wie jene, da sie ja eine Fortsetzung der Kleinhirnrinde darstellt. Die Cerebellarleiste wird von Zellen durchsetzt, von denen die größeren Ganglienzellen sind. Diese liegen zum größten Theil an der Grenze zwischen Cerebellarleiste und dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete, zum Theil aber wie gesagt auch in der Cerebellarleiste selbst. Verfolgen wir nun jene Randzellen auf Golgi'schen Präparaten, so erfahren wir Folgendes über dieselben. Die Randzellen sind Elemente mit mehr oder weniger kleinem Körper, der auch annähernd nie die Größe einer Purkinje'schen Zelle erreicht; was dieselben aber an letztere erinnert, das sind ihre sich in der Cerebellarleiste verzweigenden mächtigen Netzfortsätze. Manche unter diesen Zellen, die am meisten Purkinje'schen Zellen gleichen (Fig. 42, *40*), besitzen bloß einen in die Cerebellarleiste sich verästelnden Netzfortsatz. Letzterer giebt bald nach seinem Abgange von dem Zellkörper

---

sich lediglich um motorische Ganglienzellen handelt. Anders würde es sich freilich verhalten im physiologischen Sinne mit den sensorischen Wurzelfasern, gleichviel ob sie direkten oder indirekten Ursprunges sind, denn dann würden die nach rostralwärts ihren centralen Kern besitzenden Fasern rostralwärts, die nach caudalwärts in ihrem centralen Centrum verlaufenden caudalwärts leiten. Es würde nichts nützen sich mit der Annahme zu begnügen, dass die aus den spinalen Ganglienzellen kommenden Fasern im Centralnervensystem bloß sekundäre Bahnen vorstellten, denn wir würden mit den Fasern, die aus sensorischen centralen Ganglienzellen entstehen, in diesem Sinne ohne Konfusion zu erzeugen nicht fertig werden. Darum verstehe ich unter absteigender oder aufsteigender Wurzel, so weit es sich nicht um vermittelnde oder Associationsbahnen handelt, stets solche in rein morphologischem Sinne, unbekümmert darüber, ob die centralwärts nach oben oder nach unten strebende Faser einen Spinalganglienzellenursprung besitzt oder nicht.

parallel zu einander und zur Oberfläche der Cerebellarleiste hin verlaufende Äste ab, die aus sich wieder unter rechtem Winkel, senkrecht zur Oberfläche der Cerebellarleiste gestellte Nebenäste abzweigen lassen. Die hirschgeweihartige Verzweigung ist es eben, welche diese Zellen so nahe an die PURKINJE'schen Zellen bringt. Ein zweiter Netzfortsatz, der zum anderen in entgegengesetzter Richtung den Zellkörper verlässt, geräth in das äußere sensorische Oblongatagebiet und verästelt sich dort. Es sind diese Zellen somit dadurch charakterisirt, dass sie sowohl in die Cerebellarleiste als auch in das äußere sensorische Oblongatagebiet je einen Netzfortsatz entsenden, welche Eigenthümlichkeit allen Zellen der Cerebellarleiste eigen zu sein scheint, wohl mit dem Unterschiede, dass vielfach erst aus dem oder aus den Netzfortsätzen der Cerebellarleiste der in das äußere sensorische Gebiet zu gelangende Nebenast abgeht. Andere von diesen Randzellen (*39*, *41*) senden sogar zwei Netzfortsätze in die Cerebellarleiste, von denen einer dann einen Nebenast in das sensorische Gebiet aus sich abzweigen lässt (*41*), oder es geht ein solcher Ast vom Zellkörper direkt ab (*39*). Mögen die Zellen der Cerebellarleiste randständig sein oder nicht, eine für sie gemeinsame Eigenschaft bleibt doch der Besitz eines äußerst feinen Achsencylinders, der entweder direkt vom Zellkörper abgeht (*41*, *42*), oder gleich wie vorher auf kleinem Nervenhügel von dem inneren in das äußere sensorische Oblongatagebiet gelangenden Netzfortsatz der Zelle sich abzweigt (*39*, *40*). Der Achsencylinder geräth nachher entweder einzeln oder mit anderen seines Gleichen zu Bündeln vereinigt (*43*) in das äußere sensorische Oblongatagebiet und wird dort entweder zu einer längsverlaufenden Faser (*42*), oder begiebt sich direkt in den Acusticusstamm, um dort zu einer peripheren Acusticusfaser zu werden (*39*, *40*, *41*). Auch diese Acusticusfasern werden im Acusticusstamm, wo sie ihre Markscheide enthalten, etwas dicker. Somit empfängt also der Acusticus auch zahlreiche Fasern aus der Cerebellarleiste, und auch die Längsfasersysteme des äußeren sensorischen Oblongatagebietes erhalten durch solche Verstärkungen.

Wie ich bereits weiter oben erwähnt habe, giebt es unter den kleinen Ganglienzellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes der dorsalen Hälfte auch solche, die ihren dorsalwärtigen mächtigeren Netzfortsatz in die Cerebellarleiste gelangen lassen (*36*, *36'*), der sich dann dort ganz nach Art der Fortsätze der oben beschriebenen Zellen verästelt. Solche Zellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes zeigen es, auf welche Weise die Zellen der

Cerebellarleiste aus jenen der ersteren sich entwickelt haben, denn es bedarf nur der Aufwärtsrückung einer solchen Zelle des äußeren sensorischen Oblongatagebietes, um zu einer charakteristischen Zelle der Cerebellarleiste zu werden. Dies ist aber zugleich der Beweis dafür, dass die Cerebellarleiste — wie man ja darüber nach den neueren Untersuchungen nicht in Zweifel sein kann — und mit ihr das, wie wir aus den Untersuchungen SCHAPER's (86) wissen, paarig angelegte Kleinhirn, aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete sich entfaltet hat.

Je weiter rostralwärts, um so zahlreicher treten in der Cerebellarleiste die an PURKINJE'sche Zellen erinnernden Elemente auf und um so mehr schwinden die vermittelnden Formen; um so größer wird aber auch zugleich die Ähnlichkeit der Zellen mit PURKINJE-schen Elementen. So finden wir in der engeren Trigeminusgegend schon Zellen (Fig. 46, *32*, *33*), die sehr lebhaft an jene Elemente des eigentlichen Kleinhirns erinnern. Wenn auch an manchen dieser Zellen ein innerer Netzfortsatz nicht zu erkennen war (*33*, *34*), so war dieser an vollständig geschwärzten Elementen (*32*) doch stets gut kenntlich.

Nach der Betrachtung des Acusticusursprunges wäre zu untersuchen, in welcher Weise die beiderseitigen Acusticuskerne mit einander in Konnex stehen, denn dass so eine Verbindung bestehen muss, dafür bürgt die Physiologie. Schon a priori ist anzunehmen, dass durch die Vermittelung der mächtigen Querfaserung (Fig. 3 *ivds*) auf irgend eine Weise zwischen den beiden Kernen des Acusticus eine Verbindung besteht. Es ist mir aber, wie ich bereits mitgetheilt habe, nicht gelungen, Fortsätze von Ganglienzellen der gewöhnlichen kleineren Art aus dem sensorischen äußeren Oblongatagebiet aufzufinden, die sich durch die Querfaserung hindurch auf die anderseitige Oblongatahälfte begeben hätten; auch Collateraläste von längsverlaufenden Fasern aus jenem Gebiet, die sich so verhalten hätten, sind mir nicht begegnet. Dafür habe ich recht oft Collateraläste von Längsfasern aus dem ventralen Längsstrang der einen Oblongatahälfte gesehen, welche durch die Querfaserung hindurch auf die anderseitige Oblongatahälfte gelangend entweder in der oberen (Fig. 42, *13*) oder der unteren Hälfte (*12*) des äußeren sensorischen Oblongatagebietes sich in ihre Endäste auflösten. Dies wären aber bloße »Bahnen sekundärer Art« oder »Associationsbahnen«, welche die Gehörcentren mit dem motorischen Gebiet in Verbindung setzen würden, nicht aber solche, welche die beiden Acusticuskerne mit

einander direkt verbänden. Diesbezüglich könnte man mir gegenüber einwenden, dass ich vielleicht solche Verbindungsfasern zwischen den beiden Acusticuskernen nicht geschwärzt erhielt, und solche am Ende doch bestehen könnten. Gegen einen solchen Einwand wäre in Anbetracht dessen, dass man negative Ergebnisse der Golgi'schen Methode wegen deren Launenhaftigkeit nicht ohne Weiteres als Facta hinstellen darf, nichts Gewichtiges einwenden. Nun ist es und bleibt es aber doch eine auffallende Thatsache, dass solche Kreuzungsfasern aus dem äußeren sensorischen Gebiete ich auch aus anderen Gegenden, wie dies die Vagus- und Trigeminusgegend sind, nie auffinden konnte, obgleich ich mein Augenmerk direkt darauf gerichtet hatte.

Es ist aber auch nicht recht annehmbar, dass solche marklose Fasern sich nicht auch einmal in so ungemein vielen Fällen geschwärzt hätten. Aus diesen Gründen kann ich darum nicht glauben, dass solche Verbindungsbahnen bestehen würden und nehme an, dass die beiderseitigen Acusticuskerne, wie denn das ganze sensorische äußere Oblongatagebiet, nur durch die Vermittelung von motorischen Bahnen, sowie durch Kreuzungfasern im Kleinhirn mit einander in Verbindung gesetzt werden.

Die Verbindungen der beiden centralen Acusticuskerne mit anderen Kerngebieten sollen bei der Besprechung des Facialisursprunges ihre Erörterung finden, und ich will hier gleich mit der Beschreibung des Facialisursprunges beginnen.

Wie ich bereits angegeben habe, besitzt dieser Nerv zwei Wurzeln, eine obere, aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet stammende, rein sensorische und eine rein motorische. Aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet bezieht der Facialis eben so wenig Ursprungsfasern, wie der Acusticus aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet. Während ferner bei Scyllium die beiden Facialiswurzeln über einander liegen und der Facialisstamm einheitlich ist, hat sich bei Salmo ein Theil der motorischen Facialiswurzel abgetrennt und ist nach vorwärts verschoben worden, um dann gemeinsam mit den hinteren Bündeln des Trigeminus die Oblongata zu verlassen und erst später in das Facialisganglion sich zu begeben als sogenannte vordere Facialiswurzel oder sogenannter trigeminaler Wurzeltheil (Fig. 1 *VIIb*).

Die hintere oder caudalwärtige Facialiswurzel (Fig. 3 *VIIa*) enthält somit vorwiegend die sensorischen Fasern des Facialis. Das Ursprungsgebiet dieser Fasern ist jenes, welches ich das innere sensorische oder Oblongatagebiet nannte. Sie sammeln sich dortselbst,

wie es schon bei Gelegenheit der topographischen Verhältnisse erörtert wurde, bereits in der vorderen (rostralwärtigen) Vagusgegend zu Längsbündeln und verlaufen mit Trigeminusfasern gleichen Herkommens (Fig. 34 *Va*) rostralwärts, um dann nach Aufnahme von motorischen Wurzelfasern in die hintere äußere Facialiswurzel (Figg. 3, 34, *VIIa*) zu gelangen. Es wäre also hier unsere Aufgabe, die Elemente im inneren sensorischen Oblongatagebiete und deren Verhältnisse genauer zu betrachten. Diese sind im Wesentlichen dieselben, wie in dem Vagusgebiete, doch bezieht sich die folgende Schilderung auf die Gegend von dem Glossopharyngeus an bis in jene des Acustico-Facialis.

Es giebt zwischen den sehr kleinen Elementen des inneren sensorischen Oblongatagebietes Ganglienzellen, die sicherlich keinen Achsencylinderfortsatz besitzen und somit zur Kategorie jener Ganglienzellen gehören, die ich seiner Zeit (44) unabhängig von Golgi bei den rhipidoglossen Schnecken als Netzzellen bezeichnete und Golgi eben so unabhängig von mir (48) als Zellen des zweiten Typus bei Säugethieren aufführte. Solche Zellen (Fig. 42, *29*), die gleich den anderen in dem genannten Gebiete eine mehr oder weniger corticale Lage inne haben (Textfig. 17 *ok'*), lassen mehrere kleinere Fortsätze noch innerhalb des inneren sensorischen Gebietes verästeln, ein stärkerer Fortsatz gelangt aber stets in das äußere sensorische Gebiet und geht erst dort völlig in das centrale Nervennetz auf. Die übrigen Ganglienzellen des Gebietes unterscheiden sich nur dadurch von den eben beschriebenen, dass sie einen Achsencylinderfortsatz besitzen, der immer ohne einen Nervenhügel direkt vom Zellkörper abgehend, sich in die Facialiswurzel begiebt. Ob es bloß an der unvollkommenen Schwärzung liegt oder durch die ventralwärtige Lage der Zelle bedingt wird, vermag ich nicht zu entscheiden, doch fehlte manchen (Fig. 42, *28*) dieser Zellen solch ein Netzfortsatz, der sich in dem äußeren sensorischen Gebiet verzweigen würde. Während seines ganzen Verlaufes, bereits von seinem Ursprung an, giebt der Achsencylinderfortsatz feine und kurze Collateraläste von sich ab.

Von einer dritten Zellform vermag ich, da sie stets an der Grenze der Zellschicht des sensorischen Gebietes und des oberen motorischen Kernes liegt, nicht zu entscheiden, ob sie nicht bereits dem oberen motorischen Kern angehört. Solche Zellen (*27*) besitzen zumeist nur einen Fortsatz, der sich aber alsbald theilt und einen Netzfortsatz in das äußere sensorische Gebiet und einen anderen mit der Querfaserung auf die anderseitige Oblongatahälfte entsendet. Letzterer

war manchmal bei guter Schwärzung bis an den oberen motorischen Kern verfolgbar, wo er sich verästelte.

Selbstverständlich war es nur in der Gegend des Abganges von der hinteren Facialiswurzel möglich zu beobachten, dass der Achsencylinder dieser Zellen direkt in die Facialiswurzel gelangt; sonst bog derselbe immer — wie dies horizontal geschnittene Präparate ab und zu deutlich zeigen — nach vorn und wurde somit zu einer längsverlaufenden Wurzelfaser. Solche marklose, äußerst zarte Längsfasern sieht man öfter (*30*) nach außen in die Wurzel biegen und während ihres quergestellten Verlaufes viele Collateraläste abgeben. Öfter gewahrt man auch auf quergeschnittenen Präparaten aus dem Längsbündel einzelne Fasern nach auswärts biegen, um sich dann innerhalb des Netzgebietes vom äußeren, zumeist aber noch des inneren sensorischen Oblongatagebietes zu verästeln. Solche Fasern können zweifach gedeutet werden, entweder sind sie Collateraläste von Längsfasern oder solche Längsfasern, die als centrale Fortsätze von spinalen Ganglienzellen des Facialisganglions in das Centralorgan gelangten, um sich hier zu verästeln. Fasern, wie die letzteren, habe ich im Vagusgebiet für den Vagus bestimmt beobachtet (39).

Über direkte Verbindungen zwischen den beiden inneren sensorischen Oblongatagebieten liegen mir, wenn wir von dem Verhalten jener oben beschriebenen Grenzzellen (*27*) absehen, auch keine direkten Erfahrungen vor, weder in der Facialis- noch in der Vagusgegend. Es wird sich hiermit wohl auch ähnlich verhalten wie mit dem äußeren Gebiet.

Noch einer Faserart, die wohl aus weiter caudalwärts gelegenem Gebiet, vielleicht aus dem Rückenmark hierher gelangt oder von hier dorthin strebt, möge hier gedacht werden. Es sind Längsfasern aus der dorsolateralen Längsbahn, welche (*31*) in die hintere Facialiswurzel einbiegen. Man könnte wohl für das Wahrscheinlichste halten, dass sie centrale Fortsätze von spinalen Ganglienzellen aus dem Facialisganglion seien, die in das Centralorgan gelangt, entlang und in der dorsolateralen Längsbahn nach unten (caudalwärts) steigen und auf diese Weise als sekundäre oder Associationsbahnen das Facialisganglion mit Rückenmarkscentren in Verbindung setzen. Es könnte ja auch möglicherweise ein anderer Ast rostralwärts steigen und dasselbe mit Hirncentren verbinden.

Der motorische Antheil des Facialis ist, wie es bereits erwähnt wurde, in eine caudalwärtige kleinere und in eine vordere größere Portion getrennt. Erstere schließt sich der sensorischen Facialis-

wurzel an, letztere den caudalwärtigen Trigeminusbündeln. Der Ursprung beider Portionen ist aber ganz der gleiche und es ist somit die Trennung nicht in dem Sinne aufzufassen, wie wenn der Antheil aus dem oberen motorischen Kern von jenem aus dem unteren — den ventralen Hörnern — sich getrennt hätte.

Vor Allem möchte ich hier bezüglich des Untersuchungsmaterials noch einmal betonen, dass die ausschließliche Untersuchung von Embryonen und selbst Larven nach Behandlung der Golgi'schen Methode durchaus ungenügend, wenngleich manchmal auch fördernd für die Erforschung des Baues vom Centralnervensystem ist. van Gehuchten hat aber, wie bereits erwähnt wurde, ausschließlich nur auf diese Forschungsweise die Ursprungsverhältnisse der Hirnnerven verfolgt, und da zeigte es sich denn, dass er sowohl, was den Vagus- — wie sich nach Einsicht in meine Vagusarbeit darüber Jeder überzeugen wird — als auch, was den Acusticusursprung betrifft, nur sehr ungenügende Resultate zu erzielen im Stande war. Nach ihm entspringt sowohl der Vagus als auch der Acusticus, besonders aber dieser, ausschließlich aus den spinalen Ganglien, und das andere, was ich über den Vagus und Acusticus ermittelte, blieb ihm verborgen. Bezüglich des motorischen Facialisursprunges gestehe ich aber gern zu, dass van Gehuchten werthvolle Resultate erzielt hat; denn darum, weil das Hirn noch seine definitive Kernanordnung bei dem von ihm verwandten embryonalen Material noch nicht erreicht hatte und man seine Resultate nur nach Würdigung der Verhältnisse des adulten Thieres zu verstehen vermag, kann kein Abbruch seinen Beobachtungen des Einzelnen gegenüber geschehen. Es wäre aber immerhin eine missliche Sache, darüber entscheiden zu wollen, welche von den durch van Gehuchten beobachteten embryonalen Zellen dem oberen und welche dem unteren motorischen Kerngebiet angehört, da eben wie gesagt die topographische Differenzirung der Kerne sich bei Embryonen (selbst bei vier- bis sechswöchentlichen Larven) noch nicht vollzogen hat. Bloß der Klarheit halber möchte ich darum hier bemerken, dass nach den Verhältnissen bei Embryonen, wie sie van Gehuchten ganz naturgetreu abbildet, man der irrigen Meinung hinneigen könnte, dass seine »branche radiculaire interne«, die aus einer Gruppe von Ganglienzellen an der »Raphe« nach oben steigt und dann als »gekniete Wurzel« nach außen gelangt, doch die von mir als sensorisch bezeichnete Wurzel sein könnte. Dies ist aber mitnichten so, denn diese »branche radiculaire interne« ist in dieser Form nur eine em-

bryonale Bildung, später gleicht sich die Knickung aus (denn die ganze Oblongata erleidet eine von oben etwas nach außen und unten erfolgende Ausdehnung) und dieser Theil der motorischen Wurzel legt sich von unten (ventral) in Form eines ganz lockeren, an manchen Schnitten gar nicht (Fig. 3) vorhandenen Bündels der sensorischen Facialiswurzel an.

Es giebt ein Paar Ganglienzellen in der Facialisgegend, die dem eingeschobenen Kerne (Fig. 3 *mk*) angehören und eine besondere Größe erreichen. Es ist mir durch die Schwärzung nicht gelungen, über das Verhalten dieses weiter oben bereits von mir beschriebenen Zellenpaares direkten Aufschluss zu erhalten, doch da diese Zellen gerade in der Facialisgegend liegen und einer ihrer Fortsätze deutlich der Facialiswurzel zustrebt, so möchte ich annehmen, dass sie motorischen Facialiswurzelfasern direkt zum Ursprung dienen. In dieser Ansicht werde ich noch durch das Verhalten diesen großen Zellen anliegender kleinerer Zellen des eingeschobenen Kernes bestärkt. Die Zellen (Fig. 42, *45*) besitzen zwei oder drei Netzfortsätze und einen feineren Achsencylinder, der alsbald nach seinem Abgange von der Zelle noch innerhalb der Oblongata sich verdickt und nach Abgabe von Collateralen in den hinteren Facialisstamm geräth. Die Netzfortsätze verästeln sich in nächster Nähe der Zelle, gelangen aber ab und zu auch in das sensorische Oblongatagebiet, oder aber sie begeben sich in der Querfaserung auf die anderseitige Oblongatahälfte und verzweigen sich dort in dem Gebiete des oberen motorischen Kernes. Ich habe nicht beobachtet, dass ein Achsencylinderfortsatz aus dem einen eingeschobenen Kerne in die Facialiswurzel der anderseitigen Oblongatahälfte gelangt wäre. Auch habe ich nicht wahrgenommen, dass von den unweit des Ependyms gelegenen kleinen Zellen des oberen motorischen Kernes (Fig. 42 *mk*) Achsencylinder in die Facialiswurzel gelangt wären. Dafür erkannte ich vielfach, dass diese Zellen außer ihren kleinen Netzfortsätzen, eben so wie ich ja dieses auch für die Vagusgegend beschrieben und abgebildet habe (39), noch einen langen Fortsatz besaßen, den sie zwischen der dorsolateralen Längsbahn (*rd*) und der äußeren Lateralbahn (*all*) oder zwischen letzterer und der inneren Lateralbahn (*ill*) ventralwärts bis in die ventrolaterale graue Substanz entsandten. Gerade so wie in der Vagusgegend waren diese langen Fortsätze auch vielfach Netzfortsätze (*21*, *23*, *24*) und verästelten sich als solche in das centrale Nervennetz. Manche dieser langen Netzfortsätze gelangten dorsalwärts in das äußere sensorische Oblongatagebiet und

verästelten sich erst dort (*26*). Andere geriethen durch die Querfaserung auf die anderseitige Oblongatahälfte und lösten sich erst dort im oberen Theil des eingeschobenen Kernes auf (*25*). Von einem der nach ventralwärts strebenden langen Fortsätze gewahrte ich einmal sehr deutlich, dass er mit einem, offenbar aus einer ventralen Ganglienzelle des eingeschobenen Kernes kommenden und sich erst im äußeren sensorischen Oblongatagebiete auflösenden Netzfortsatze eine Anastomose (*n*) einging.

Nicht alle dieser langen, ventralwärts strebenden Fortsätze jener kleinen Ganglienzellen sind aber Netzfortsätze, und manche unter ihnen werden zu längsverlaufenden markhaltigen Fasern, nachdem sie ventralwärts anlangten. Sie vermehren dann stets (*22*, *22'*) die Bündel der ventralen oder besser ventrolateralen Längsbahn (Fig. 4 *vll*). Eben darum, weil wir bis zu diesem Punkte gelangt sind, möge das Verhalten der Zellen des eingeschobenen Kernes der Acustico-Facialisgegend auch des Weiteren hier besprochen werden, obgleich diese ja zum Ursprunge des motorischen Facialis mit Ausnahme der bereits beschriebenen nicht beitragen.

Vom Vagus her wissen wir es, dass vielfach Achsencylinder aus Zellen des oberen Vaguskernes nicht nur die Zahl der Fasern der ventrolateralen Längsbahn derselben Seite (39, Figg. 19, 20), sondern auch jener der anderseitigen Oblongatahälfte vermehren. Solche Kreuzungsfasern habe ich zwar in der Acustico-Facialisgegend nicht beobachtet, bin aber dessenthalben weit entfernt davon, deren Vorhandensein in Abrede zu stellen. Ungekreuzte Achsencylinder in die ventrolaterale Längsbahn entsenden die Zellen des eingeschobenen Kerns aus jeder Höhenregion (Fig. 42, *17*, *17'*; *18*, *18'*; *19*, *19'*). Bezüglich ihrer Netzfortsätze verhalten sich diese Zellen auf die verschiedenste Weise. So können sich diese Fortsätze sofort nach ihrem Abgange von der Zelle, in der nächsten Nähe derselben oder nachdem sie eine längere Strecke im lateralen motorischen Gebiet gewandert sind, sich auflösen (*18*, *19*). Manchmal kann aber ein und dieselbe Zelle auch sehr lange Netzfortsätze besitzen und dieselben nach weit entfernten Gegenden entsenden. So reicht in dem abgebildeten Falle (*17*) der dorsale Netzfortsatz bis hinauf in das äußere sensorische Gebiet und der ventrale bis weit unten und medianwärts beinahe bis zu der medianen Grenze zwischen den beiden Oblongatahälften.

Häufig genug findet man in der Nähe der Lateralfurche (*lf*) mehrere Ganglienzellen, die als Grenzzellen dem einen oder anderen

Gebiete angehören, doch selbstverständlich ihre Angehörigkeit nur im Falle guter Schwärzung entschieden werden kann. Senden sie ihre Achsencylinder in ventrale Gebiete, so ist ihre motorische Natur evident; doch ist sonst der Achsencylinder nicht maßgebend. In dem abgebildeten Falle (*20*) entsandte eine solche Grenzzelle einen dickeren, nicht seiner ganzen Länge nach gut geschwärzten Netzfortsatz in das äußere sensorische Oblongatagebiet, einen anderen zwischen die dorsolaterale Längsbahn und die äußere Lateralbahn. Der Achsencylinder (*20'*) gerieth, zur Längsfaser werdend, in die ventrolaterale Längsbahn. Ob es sich nun in dieser Zelle um ein ganz lateralwärts verschobenes Element aus dem eingeschobenen Kerne handelt, oder bloß um eine auch im Rückenmark sich häufig findende sehr lateral gelegene Zelle, mag unentschieden bleiben.

Der Ursprung des Facialis aus dem ventralen Kern oder dem Unterhorn entspricht vollkommen dem motorischen Ursprung der Vagusgruppe, wie denn überhaupt aller Kopfnerven. Immerhin möge aber, sowie auch bei allen anderen Nerven, der motorische Ursprung der Vollständigkeit halber besonders besprochen werden, wodurch eben die von mir behauptete Übereinstimmung nachgewiesen wird.

Bereits bei der Besprechung der topographischen Verhältnisse der Acustico-Facialisgegend habe ich berichtet, dass je näher man von caudalwärts der Trigemino-Facialisgegend kommt, um so häufiger werden die großen Ganglienzellen innerhalb des Unterhorns. Aber zwischen diesen großen Elementen kommen auch kleinere motorische Zellen vor, und es wäre auch schon darum misslich, diese großen Zellen als eine besondere Zellgruppe auffassen zu wollen. Der Hauptgrund aber, warum dies nicht geschehen darf, liegt darin, dass die auch histologisch einheitliche Zellsäule des Vorderhorns ähnlich wie in dem Rückenmarke nirgends unterbrochen, und auch durch stärkere Anhäufung von Ganglienzellen — mit Ausnahme des Abducensursprungs — nirgends angeschwollen ist.

Manche von den mehr dorsalwärts in der Zellsäule gelegenen Elementen (*50*), sowohl kleinere als auch größere, senden ihren Achsencylinder, der erst nach oben zieht und erst dann lateralwärts in die Facialiswurzel geräth, in diese derselben Oblongatahälfte. Die Achsencylinder anderer Zellen (*51*) werden zu Kreuzungsfasern und gerathen somit in die anderseitige Facialiswurzel durch denselben Weg wie zuvor. Andere Ganglienzellen (*48*, *49*) wählen dazu aber einen anderen Weg und entsenden ihre Achsencylinder nicht

nach dorsalwärts, um sie dann oberhalb der beiden Lateralbahnen und der dorsolateralen Längsbahn mit den Fasern der Querfaserung in die Facialiswurzel gelangen zu lassen, wie die oben beschriebenen Zellen, sondern entsenden ihre Achsencylinder gleich von Anfang an entweder durch die laterale graue Substanz oder ventralwärts, eine (*48*) oder beide Lateralbahnen, selbst auch die dorsolaterale Längsbahn kreuzend (*49*), bis in die Facialiswurzel. Eine solche Zelle hat auch VAN GEHUCHTEN bei Embryonen gesehen und abgebildet (36, Taf. III Fig. 38 *b*), doch geht bei dieser Zelle, was ja von untergeordneter Bedeutung ist, der Achsencylinder nicht von dem Zellkörper, sondern von einem Netzfortsatz ab. Auch unter diesen Fasern giebt es gekreuzte. Außer diesen Fasern, die als direkte Fasern aus dem Unterhorne in den Facialis gerathen, erhält dieser sowohl gekreuzte (*12'*) als auch ungekreuzte (*12''*) Wurzelfasern aus dem Hinterstrange, und hauptsächlich sind es die Hinterstranggrundbündel, welche solche in größerer Zahl mit der Querfaserung in den Facialis senden. Solche Bündel, die auch Fasern aus innerhalb des Hinterstranges gelegenen Ganglienzellen (*15*) mitnehmen können, gerathen dann zwischen dem Längsstrang und dem Bodenependym der Rautengrube (*w*) lateralwärts. Aber nicht alle Achsencylinder aus dem Hinterstrange gelangen sofort in den Facialisstamm, sondern manche unter ihnen (*16*, *16'*), die mit der Querfaserung lateralwärts ziehen, werden unterhalb der Facialiswurzel zu Längsfasern. Es ist von diesen Fasern dann zweifelhaft, ob sie später zu Facialis- oder Trigeminuswurzelfasern werden, denn es wäre ja auch der zweite Fall wohl möglich, wissen wir doch schon von dem sensorischen Gebiete her, dass die Ursprungsgebiete beider Nerven vielfach in einander greifen.

Um mit Sicherheit entscheiden zu können, ob eine Faser aus dem Hinterstrange in den Facialis gelangt, ist es unbedingt nöthig, die Faser ganz geschwärzt zu erhalten, denn es giebt in der Querfaserung eine große Anzahl von Collateralen aus dem Hinterstrange, die gekreuzt oder ungekreuzt in andere Gebiete gelangen und als Netzfasern dort enden. Manche unter diesen Collateralen (*12*) ziehen in der Querfaserung bis weit nach auswärts und verästeln sich erst in der unteren Hälfte des äußeren sensorischen Gebietes. Andere (*13*) ziehen in die obere Hälfte desselben Gebietes und lösen sich erst dort auf. Es wurde ihrer bereits bei dem Acusticusursprunge gedacht. Andere Achsencylinder begeben sich in den kommissuralen Längsstrang (*cb*) und verlaufen dort als Längsfasern rostralwärts. Auch diese können gekreuzt (*11*, *11'*) oder ungekreuzt (*14*, *14'*) sein.

So wie die Längsfasern aus dem Hinterstrange, verhalten sich auch viele Fortsätze von Ganglienzellen der Unterhörner, gleichviel ob sie Achsencylinder oder Netzfortsätze sind. Der verhältnismäßig zur Größe der Ganglienzelle schwache, stets auf einem Nervenhügel aufsitzende Achsencylinder zieht vielfach vertikal nach oben. In drei Fällen beobachtete ich, dass ein solcher Achsencylinder bis hinauf zur kommissuralen Längsbahn derselben Oblongatahälfte gelangte und in derselben zu einer, erst hier markhaltig werdenden Längsfaser wurde (*1*, *1'*). Wie wir sehen werden, vermehrt sich jene Längsbahn in dieser Weise auch in dem engeren Trigeminusgebiet, es ist mir aber nicht gelungen, gekreuzte Achsencylinder direkt aus Ganglienzellen bis dorthin zu verfolgen. Andere Ganglienzellen vermehren mit ihren Achsencylindern entweder den Hinterstrang derselben (*3*, *3'*) oder der entgegengesetzten Seitenhälfte (*2*, *2'*), und manche aus dem Unterhorn (*6*, *6'*) entsenden denselben entweder in die innere Lateralbahn (*ill*), oder in die Nähe der ventrolateralen Längsbahn (*7*, *7'*).

Ich kann es hier nicht unterlassen, über das Verhalten einzelner Längsfasern Mittheilung zu machen, welches mir auch öfter in dem engeren Trigeminusgebiete begegnete und über das ich nicht ganz klar wurde. Es besteht darin, dass Längsfasern, deren Zusammenhang mit Ganglienzellen nachzuweisen mir nicht gelang, aus dem Unterhorn nach oben ziehen und dann in den Grundbündeln der Hinterstränge derselben (*47'*, *47*) oder der entgegengesetzten Seite (*46'*, *46*) zu Längsfasern werden. Es sind besonders breite Fasern, die zu schwärzen nur bei 2—4wöchentlichen Forellen gelang, die aber auch bei adulten Thieren auf Tinktionspräparaten gut zur Beobachtung gelangen. Ob es sich in diesem Falle um Achsencylinderfortsätze von Unterhornzellen oder möglicherweise um Fasern handelt, die von oben ventralwärts gelangen, vermag ich nicht zu unterscheiden.

Es giebt in den Unterhörnern offenbar auch manche Ganglienzellen, die keinen Achsencylinderfortsatz besitzen und somit Netzzellen oder Zellen des zweiten Golgi'schen Typus vorstellen. Wenigstens hatte ich manche sonst ganz gut geschwärzte Zellen vor mir, an denen ich keine Achsencylinder zu entdecken vermochte (*4*, *5*); an manchen war es freilich zweifelhaft, ob der eine nur an seinem Abgange geschwärzte Fortsatz ein Achsencylinder oder Netzfortsatz sei (*8*). Ungeachtet nun des Umstandes, ob eine Zelle einen Achsencylinderfortsatz besitzt oder nicht, verhalten sich ihre Netzfortsätze

wie folgt. Manche verästeln sich in der nächsten Nähe ihrer Zelle, andere gerathen in ferneren Gegenden zur Endverästelung; manche lösen sich wieder in derselben Oblongatahälfte, andere kommen erst in der entgegengesetzten zur Auflösung. In Fällen, in denen eine Zelle besonders gut geschwärzt wurde, zeigt sich am getreuesten ihr wirkliches Verhalten (*3*). Oft verästelte sich ein Netzfortsatz zum Theil wenigstens sogar innerhalb einer Längsbahn, wie in dem abgebildeten Falle (*3*) in der inneren Lateralbahn derselben Seite. Dieselbe Zelle entsandte einen anderen Netzfortsatz in die anderseitige ventrale Oblongatahälfte. Solche Zellen, die einen ihrer langen Netzfortsätze auf die andere Seitenhälfte gelangen lassen, sind durchaus keine Seltenheiten (*1*, *2*, *5*, *7*). Hierdurch kommt wenigstens theilweise die unter dem Hinterstrang gelegene Kreuzung zu Stande. Es können aber sowohl gekreuzte als auch ungekreuzte Netzfortsätze in sensorische Gebiete gelangen. Mächtige Fortsätze der größten Elemente im Unterhorn ziehen ventralwärts in nach oben (dorsalwärts) zu leicht gekrümmten Bogen (*1*) durch die laterale graue Substanz hindurch, in die sie Äste abgeben, bis oberhalb der Lateralfurche (*lf*) in die untere Hälfte des äußeren sensorischen Oblongatagebietes und verästeln sich erst dort vollständig. Andere Zellen senden einen langen Netzfortsatz medianwärts hinauf bis in die obere Hälfte des äußeren sensorischen Gebietes entweder derselben (*5*, *8*, *9*) oder der entgegengesetzten Oblongatahälfte (*4*).

Auf diese Weise kommt es also auch in der Facialisgegend auf die mannigfaltigste Art zu einem Ineinandergreifen der entlegensten Oblongatagebiete.

Wie wir es weiter oben sahen, giebt es auch bei Salmo einen vorderen (Fig. 1, 2 *V'*) und einen hinteren Trigeminus (*V''*), und letzterer zerfällt außerdem in drei äußere Wurzelportionen, nämlich in die vordere (Fig. 1 *V''a*), mittlere (*V''b*) und in die hintere (*V''c*). Nach den äußeren Portionen haben wir also auch die Topographie des hinteren Trigeminus, mit dem wir den Anfang machen wollen, zu erledigen. Die Topographie der hinteren Unterportion besitzt, da sie unmittelbar auf die Acustico-Facialisgegend folgt, in der Querebene auch die meiste Ähnlichkeit mit dieser. Da ferner die erste Facialisportion der hinteren Unterportion des zweiten Trigeminus fest anliegt, so ist eine Scheidung der motorischen Ursprungsgebiete beider Nerven hier nicht gut möglich. Charakteristischer Weise wird aber verändert hier der ventrale motorische Theil der Oblongata durch das Auftreten des Abducenskernes (Fig. 4 *VI.k*).

Was den sensorischen Theil jeder Oblongatahälfte dieser Gegend betrifft, so ist die Cerebellarleiste bezüglich ihrer Mächtigkeit unverändert geblieben (*cl*). Unter ihr befinden sich mehrere, von einander nicht scharf abgegrenzte, durchaus diffuse und mit grauer Substanz stark durchsetzte Längsbündel markloser Fasern (*dkb*), die in ganzer Mächtigkeit auch schon in der Acustico-Facialisgegend vorhanden waren (Fig. 3 *dkb*), jetzt aber in Folge ihrer Mächtigkeit die Cerebellarleiste bis auf einen kleinen medianen Abschnitt oberhalb des inneren sensorischen Gebietes von dem äußeren sensorischen Gebiet vollständig trennen. Es sind das absteigende Faserbündel aus dem Kleinhirn und der Cerebellarleiste, die zum Theil in den Acusticus, zum Theil in den Glossopharyngeus und Vagus gelangen. Sie sind nur in der vorderen Gegend der Vagusgruppe als Bündel noch kenntlich (Textfig. 17 *kb*), weiter hinten aber als solche nicht mehr vorhanden. Die übriggebliebenen Fasern gerathen offenbar in die dorsalen Stränge (Goll + Burdach'sche Stränge) des sensorischen Rückenmarksgebietes. Ihr Verhalten dort wäre noch zu ermitteln.

Es würden somit diese absteigenden Bündel einen Theil der absteigenden Kleinhirnbahn vorstellen und möge diese darum den Namen dorsale Kleinhirnbahn führen. Dorsolateralwärts liegt das bereits erwähnte Längsbündelsystem, dessen einzelne Bündel in der Querebene rosettenförmig neben einander liegen und von einander von Septen von zum Theil grauer Substanz geschieden werden (*l.a.trg*). Da es überwiegend aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete stammende, aufsteigende Trigeminusfasern in sich führt, gab ich ihm den Namen obere aufsteigend-sensorische Trigeminuswurzel (Ramus sensorius ascendens quinti superior), ein allerdings recht langer Name, der aber wegen der richtigen Bedeutung nicht umgangen werden konnte. Ganz bezeichnend ist allerdings der Name nicht, da dieses Fasersystem außerdem auch absteigende Wurzelfasern für den Acusticus in sich führt, die ebenfalls aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete herstammen. Die äußere obere sensorische Trigeminuswurzel giebt, wie wir noch sehen werden, an alle Wurzelportionen des zweiten Trigeminus Wurzelbündel ab. Unterhalb dieses Bündelsystems befindet sich lateralwärts in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet noch ein weiteres, bereits in der Acustico-Facialisgegend erwähntes gemischtes Bündelsystem von Längsfasern, das zum Theil absteigende Acusticusfasern aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet, dann absteigende Kleinhirnfasern und wohl auch aufsteigende Fasern in sich vereinigt. In Anbetracht

dieses Umstandes möchte ich es (Figg. 3, 4 *s*) das gemischte sensorische Längsfasersystem der Oblongata nennen.

Innerhalb der grauen Substanz liegen, stets der Wurzel genähert und oberhalb der dorsolateralen Längsbahn (*rd*), die großen Zellen des großzelligen sensorischen Trigemino-Acusticuskernes (*S*). Die kommissurale Längsbahn (*cl*) hat hier nun ihre größte Mächtigkeit erreicht und führt auch zahlreiche breitere markhaltige Fasern. In dem inneren sensorischen Oblongatagebiet (*ok''*) sind die cortical gelegenen kleinen Ganglienzellen gänzlich geschwunden und das mächtige, durchaus einheitliche, aus marklosen Fasern gebildete Längsbündel wird nur von einer ganz dünnen Schicht ganglienzellenloser grauer Substanz umhüllt.

Die dorsolaterale Längsbahn (*rd*) ist nun ein ganz einheitliches Bündel geworden, das durch Septensysteme nicht mehr abgetheilt wird. Sie ist eben so umfangreich wie ehedem und diese Mächtigkeit behält sie auch bis zu dem ersten Trigeminus. Sie führt eben so wie vordem einige markhaltige Fasern in sich.

In dem motorischen Oblongatagebiet sind einzelne Modifikationen zu vermerken. So zerfällt die äußere Lateralbahn (*all*) in mehrere ungleich große Bündel, von denen das oberste auch jetzt durch zahlreiche breite und markhaltige Fasern sich auszeichnet. Die innere Lateralbahn (*ill*) hat sich in Folge der Bereicherung an Längsfasern aus dem Unterhorn (Fig. 42) auffallend vergrößert. Durch das Auftreten des Abducenskernes (Fig. 4 *VIk*) wurde die ventrolaterale Längsbahn (*vll*) aus ihrer Lage gebracht und durch den Kern medianwärts verschoben; der Kern liegt nun an der früheren Stelle dieser Bahn.

Der ventrale Abschnitt der Funiculi posteriores, in dem nun die feineren Fasern verlaufen, hat an Mächtigkeit bedeutend zugenommen, was wieder auf die starke Bereicherung an Längsfasern aus den Unterhörnern zurückzuführen ist. Entsprechend dem mächtigen Wurzelkomplex des hinteren Trigeminus, hat sich auch die innere ventrodorsale Querfaserung (*ivds*) mächtig entfaltet. Die beiden Mauthner'schen Fasern haben sich, da sie ihrer Kreuzungsstelle sich nähern, einander sehr genähert und liegen nun fest dem Septum medium an. Oberflächlich befindet sich zwischen den beiden Grundbündeln in dem Boden der Oblongata eine tiefere Furche, welche die beiden Bündel hier von einander scheidet. Diese wölben sich wulstförmig vor, und die Wülste werden von äußerst feinen, sogar marklosen Längsfasern ausgefüllt.

Bezüglich der Unterhörner und des eingeschobenen Kernes (*mk'*) wäre nichts Neues zu bemerken.

Indem ich hiermit die Topographie beende, gehe ich auf die Erörterung der speciellen Ursprungsverhältnisse über und beginne wieder mit dem sensorischen Gebiete.

Die dritte Wurzelportion des zweiten Trigeminus (Fig. 4 *V''c*) ist gemischten Ursprungs; dorsal befinden sich in dem abtretenden Nerven die sensorischen feinen, zumeist markhaltigen Fasern (*c'*), denen auch einzelne dickere Fasern untermischt sind (Fig. 46), ventral die motorischen breiten, markhaltigen Fasern (*c''*). Die sensorischen Fasern stammen, in so fern sie nicht aus den Ganglienzellen des Ganglion Gasseri entspringen, aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet, dann aus der Cerebellarleiste und zum Theil aus dem Kleinhirn.

Viele Fasern (Fig. 46, *31*), die ventrale Fortsätze von Ganglienzellen des Ganglion Gasseri sind, verästeln sich innerhalb der grauen Substanz des äußeren sensorischen Oblongatagebietes und sind somit innerhalb des Centralorgans indirekten Ursprunges. Dass sich solche Fasern auch durch die Querfaserung auf die anderseitige Oblongatahälfte begeben würden, habe ich weder bei adulten Thieren noch bei Larven und Embryonen je beobachten können. Andere Fasern, oft von ganz ansehnlicher Dicke, kommen aus der oberen aufsteigenden sensorischen Wurzel her (*35*), und wieder andere (*47*, *47'*, *47''*) aus dem gemischten Längsfasersystem. Solche Fasern wie die beiden letzteren geben vielfach, bevor sie zu Längsfasern werden, Collateraläste ab. Ob es sich jeweils in solchen nach außen umbiegenden Längsfasern um centrale Fortsätze von Spinalganglienzellen handelt oder um Fasern direkten Zellursprunges aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete, lässt sich natürlich nicht entscheiden, was jedoch auch ganz gleichgültig ist, da ja beiderlei Fasern neben einander selbst in einem und demselben Bündel verlaufen können. Ganz anders verhält es sich mit dorsalst gelegenen, sehr feinen marklosen Längsfasern, die in den Nerven ausbiegen und erst dann markhaltig werden. Da diese Fasern (*36*) aus der dorsalen Kleinhirnbahn (Fig. 4 *dkb*) herstammen, so ist der Ort ihrer Herkunft aus dem Kleinhirn oder aus der Cerebellarleiste zwar gewiss, nicht aber ihre Ursprungsweise; denn es leidet keinen Zweifel, dass auch solche Fasern direkt aus Ganglienzellen des Centralnervensystems entspringen oder als centrale Fortsätze von Ganglienzellen aus dem Gasser'schen Ganglion im Kleinhirn beziehungsweise in der Cerebellarleiste sich verästeln

können. Es ist mir nämlich öfter gelungen, einzelne Fasern, deren Herkunft nicht immer festgestellt werden konnte, zu schwärzen, die in das Kleinhirn gelangend, dort sich in der Rinde zwischen den dicken Netzfortsätzen der PURKINJE'schen Zellen sich auflösen (Figg. 44, 47 mit roth). Ähnliche Verästelungen, die von außen in das Kleinhirn eindringenden Fasern unbekannter Herkunft angehören, hat übrigens bereits vor mir schon SCHAPER (75) beobachtet. Es ist aber auch nichts Überraschendes, die gleichen Verhältnisse in dem Kleinhirn und in der Cerebellarleiste zu finden, wie in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete, aus dem die phyletische Herkunft ersterer herrührt.

Das Verhalten der Kleinhirnfasern lässt sich in der caudalsten Gegend der hinteren Wurzelportion, da das sogenannte Corpus restiforme (Figg. 1, 2 *cr*) erst weiter vorn in der Gegend der vorderen Bündel der hinteren Wurzelportion mit der Oblongata sich verbindet, nicht beobachten. Erst in der rostralsten Gegend des zweiten Trigeminus (Fig. 7) sowie in der ganzen übrigen nun nach rostralwärts folgenden Trigeminusgegend (Figg. 8, 9) wird dies möglich. Bekanntlich schwärzen sich die PURKINJE'schen Zellen bei den Knochenfischen jedes Mal sehr gut und man bekommt selbst dann noch oft gute Bilder von ihnen, wenn in der Gegend des ganzen Oblongataquerschnittes kaum etwas geschwärzt ist. Dafür bleiben die Achsencylinder dieser Zellen bis auf ganz kurze Strecken ungeschwärzt. Um diese Achsencylinder zu schwärzen, verfuhr ich stets nach der von FUSARI (21, pag. 280) angegebenen Modifikation der Silbermethode und erzielte dabei viele gute Präparate.

Der Faserverlauf im und aus dem Kleinhirn möge im Ganzen erst bei der Besprechung des Faserverlaufes im Hirn überhaupt zur Erörterung kommen, hier möchte ich bloß die feineren Ursprungsverhältnisse besprechen. Man erkennt vielfach, dass Achsencylinder von PURKINJE'schen Zellen[1] (α), ohne sich vorher in die Körnerschicht (Fig. 47 *ks*) zu begeben, direkt durch das sogenannte Corpus restiforme in das äußere sensorische Gebiet des Trigeminus gelangen; andere (α') durchsetzen zuvor die Könerschicht und gesellen sich erst dann diesen Fasern an; auch Längsfasern aus der Körner-

[1] Nebenbei möchte ich bemerken, dass die Anordnung der PURKINJE'schen Zellen und ihrer corticalen Netzfortsätze sowohl bei Salmo als auch bei Cyprinus carpio, Barbus fluviatilis und Chondrostoma nasus in jeder Beziehung an jene der höheren Vertebraten erinnert, und hier somit nicht jene Ungleichmäßigkeit besteht, wie bei Carassius nach FUSARI (21).

schicht (α'') thun dies. Viele Achsencylinder gerathen in die Körnerschicht und werden dort zu Längsfasern. Den Faserbündeln, die durch das »Corpus restiforme« ventralwärts ziehen, gesellen sich andere Fasern an, die aus der anderseitigen Kleinhirnhälfte herkommen, und zwar können diese Fasern aus höheren (β) oder tieferen (γ) Regionen des Kleinhirns hierher gelangen. Vermehrt wird die Zahl der Fasern jener Bündel aber auch durch Achsencylinder, die aus Ganglienzellen (*v*) der Cerebellarleiste (*cl*) entspringen. Viele solcher Fasern (δ, δ', δ'') werden aber unterhalb der Cerebellarleiste zu rostral- und caudalwärts ziehenden Längsfasern, und die letzteren unter diesen sind es, welche dann die dorsale Kleinhirnbahn der Oblongata (Fig. 4 *dkb*, Figg. 7, 8 *kb*) bilden. Letztere ist eine Bahn, die ungekreuzte Kleinhirnfasern in das sensorische Oblongatagebiet, des Acustico-Facialis, der Vagusgruppe und in die sensorische Rückenmarkshälfte führt. Aber eben so wie jene Bündel, welche direkt in die Trigeminuswurzeln gelangen, führt auch die dorsale Kleinhirnbahn Fasern, die aufsteigender Natur sind und aus den obengenannten Gebieten so wie aus den Trigeminuskernen herrühren und wodurch eine doppelte Leitung des Kleinhirns erzielt wird. Es können das Fortsätze sensorischer Ganglienzellen des Centralorgans als auch centrale Fortsätze spinaler Ganglienzellen der metameren Kopfnerven sowohl als auch solche von den Rückenmarksnerven sein. All diese aufsteigenden Fasern verästeln sich entweder in der Rindenschicht (*rs*) des Kleinhirns, wie dies Schaper (85) in seinen Fasern »unbestimmter Herkunft« und ich fanden (Figg. 44, 47 mit roth), oder auch in der Körnerschicht (*ks*), wie dieses Fusari vielfach zeichnet (21, Taf. X) und auch angiebt. Sofern die genannten Fasern nicht zu Längsfasern werden, oder in den Trigeminus einbiegen, gelangen sie lateralwärts in der ganzen Oblongata in das ventrale Gebiet (Fig. 50 *h*) als sogenannte Fibrae arcuatae und bilden auf diese Weise einen diffusen »Bindearm«, den Vorläufer koncentrirter Gebilde bei den höheren Amnioten. Es existirt ja, wie wir es auch aus der Vagusgegend wissen (39, Fig. 20 *c*), eine Art Pyramidenkreuzung in dem ventralwärts von den Hintersträngen gelegenen medianen Oblongatagebiet, die aus verschiedenen Kreuzungsfasern besteht. So kreuzen sich hier Achsencylinder aus ventralsten Gebieten, Netzfortsätze von Ganglienzellen motorischer Zellen, und es wäre auch möglich, dass es zu einer Kreuzung von Kleinhirnfasern kommt. Jedenfalls führen auch die Fibrae arcuatae, so weit sie mit dem Kleinhirn in Beziehung treten, sowohl vom Kleinhirn zu motorischen Gebieten ziehende

Bahnen sekundärer Art, als auch von solchen in das Kleinhirn gelangende Bahnen gleicher Art (collaterale Netzäste von Achsencylindern und Netzäste von Zellen). Dieser diffuse Bindearm setzt somit, wie bekannt, motorische Gebiete der Oblongata beziehungsweise des Rückenmarkes mit dem Kleinhirn in Verbindung.

Die schon auffallend an PURKINJE'sche Zellen erinnernden Elemente der Cerebellarleiste wurden schon bei dem Acusticusursprunge berührt. Ihre mächtigen hirschgeweihförmigen Netzfortsätze verästeln sich in der Cerebellarleiste, und die Ähnlichkeit mit den PURKINJE'schen Zellen ist um so größer, als diese hirschgeweihartige Verzweigung aus einem einzigen dritten Fortsatz der Zelle sich verästelt. Dazu kommt noch, dass die Endäste viele feine Fortsätze besitzen, die dann an geschwärzten Präparaten jenen gut bekannten reifartigen Überzug der dritten Netzfortsätze PURKINJE'scher Zellen bilden (*32*), in Wirklichkeit aber wohl die beginnende, in ein centrales Nervennetz sich auflösende Endverzweigung der dritten Fortsätze sein werden. Manche von diesen Zellen der Cerebellarleiste, besonders die randständigen unter ihnen, besitzen den bereits in der Acusticusgegend beschriebenen, feinästigen inneren Netzfortsatz (*32*), der sich dann entweder schon in der dorsalen Kleinhirnbahn verästelt, oder diese wenigstens mit seinen Endästen durchsetzend, in der grauen Substanz des äußeren sensorischen Oblongatagebietes sich verzweigt. Die feineren, erst extramedullär markhaltig werdenden, öfter varikösen Achsencylinder lassen sich vielfach in den Trigeminus verfolgen. Dass ein Theil von ihnen auch innerhalb der dorsalen Kleinhirnbahn längsverlaufend wird, bevor er in Bündeln nach außen biegt (*36*), habe ich schon erwähnt.

Endlich giebt es eine große Zahl von sensorischen Wurzelfasern des Trigeminus, die aus Ganglienzellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes herrühren.

Jene Übergangszellen, welche den Ubergang zwischen den sensorischen Ganglienzellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes und den Cerebellarzellen darstellen und in der Acustico-Facialisgegend noch zahlreich vorkommen, werden in dem Trigeminusgebiet immer seltener. Überwiegend werden dafür die kleinen spindelförmigen Gebilde, die sich entweder ganz so verhalten wie in der Acusticusgegend oder, wenn sie dem motorischen Gebiete genähert sind, auch in dieses eingreifen. So giebt es spindelförmige Zellen (*24*, *25*), die ihren dorsalen Netzfortsatz in dem sensorischen Gebiete verzweigen lassen, und ihren ventralen Netzfortsatz, der

dann stets mächtiger als der erstere ist, erst in dem motorischen Gebiet auflösen. In den beiden abgebildeten Fällen gelangt der ventrale Fortsatz einmal (*24*) in der dorsolateralen Längsbahn und in dem anderen Falle (*25*) zwischen dieser Bahn und der äußeren Lateralbahn zur Endverästelung. Die feinen Achsencylinder solcher Zellen werden entweder zu längsverlaufenden Fasern oder begeben sich direkt in den Trigeminus, wo sie, sich dann etwas verdickend, markhaltig werden. Es mag sein, dass viele Zellen im sensorischen Oblongatagebiete gar keinen Achsencylinder besitzen, wenigstens konnte ich auch in der Trigeminusgegend an manchen derselben keinen solchen auffinden (*27*, *30*).

Die Zellen in dem sensorischen Trigeminusgebiete weichen aber auch vielfach von der Spindelform ab (*27*, *29*, *30*), und es finden sich unter ihnen auch manche von recht ansehnlicher Größe (*27*). Diese würden dann bezüglich der Größe den Übergang zu den großen sensorischen Zellen vermitteln.

Zwischen den Zellen finden sich ab und zu auch direkte Anastomosen, vielleicht zahlreicher, als dies die Golgi'sche Methode gewährt. So war in dem abgebildeten Falle zwischen zwei, ziemlich entfernt von einander liegenden Zellen (*29*, *30*) eine direkte Verbindung sehr deutlich zu sehen. Solche Verbindungen zwischen Zelle und Zelle finden sich in dem Lobus oder Tuberculum impar der Cyprinoiden, das sich ja aus dem sensorischen Oblongatagebiete herausdifferenzirt hat[1], sehr häufig und darum will ich diese histologischen

[1] Nach der Ansicht Goronowitsch's (35, pag. 23) würde der Lobus impar der Cyprinoiden, da die sensiblen Bahnen des Facialis dieser Formen sich aus dem Lobus sammeln, dem Facialis angehören und nicht, wie es üblich war, dem Trigeminus zuzurechnen sein. Goronowitsch meint nämlich, dass die früher als »dorsal gekniete Quintuswurzel« bezeichnete Wurzel ausschließlich dem Facialis angehören sollte. Sollte Letzteres wahr sein, dann hätte unser Autor allerdings Recht und man müsste zugeben, dass der Lobus impar der Cyprinoiden wohl ein immenses, sekundär durch Verwachsung unpaar gewordenes inneres sensorisches Gebiet des Facialis sei. Goronowitsch hat aber übersehen, dass aus dem inneren sensorischen Gebiet noch ein Wurzeltheil auch in den Trigeminus (in das vordere Wurzelbündel der dritten Wurzelportion, wie wir weiter unten sehen werden) gelangt und dass somit gewissermaßen auch die früheren Autoren Recht hatten, wenn sie die »dorsal gekniete Quintuswurzel« dem Trigeminus zurechneten. Thatsache ist es, dass der Wurzeltheil des Trigeminus aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet und die sensorischen Wurzeln des Facialis bei den Cyprinoiden sehr fest an einander liegen und darum ein einziges Wurzelbündel vortäuschen. Vielleicht ist es auch bei Lota so, ob aber auch bei Acipenser, scheint mir wegen der geringen Koncentration der Oblongata bei den Ganoiden wenig wahrscheinlich.

Verhältnisse schon aus dem Grunde schildern, da der Lobus impar mehr als sonst eine Stelle im Centralnervensystem der Teleostier dazu geeignet erscheint, der Kontinuität des Nervengewebes der immer wankender werdenden Kontakttheorie gegenüber zu ihrem guten Rechte zu verhelfen.

Der Lobus impar von Leuciscus rutilus besteht in seiner Mitte, wo er frei von größeren Längs- und anderen Fasersystemen ist, aus zahlreichen feinsten, mehr oder weniger längsverlaufenden Bündelchen (Fig. 53 *f*), die von einander durch Zwischensubstanz (*zs*) geschieden werden. Diese Zwischensubstanz besteht ausschließlich aus grauem Nerven- und Neurogliagewebe und wird durch eine unendliche Zahl kleiner Zellkerne und feinsten Blutkapillaren (*bgf*) durchsetzt. Die Zellkerne gehören entweder reich verzweigten Neurogliazellen (*ngz*) oder kleinen Ganglienzellen an. Die Fortsätze dieser kleinen Ganglienzellen können in der grauen Substanz zwischen den Längsbündelchen einen oft ganz bedeutenden Weg beschreiben, bevor sie sich in demselben völlig verzweigen, und häufig gelingt es an einander entgegenkommenden Netzfortsätzen auch direkte Anastomosen aufzufinden (*n*). Durch die reiche Verzweigung dieser Fortsätze kommt es dann zu einem, im Ganzen durch die Silberschwärzung nicht darstellbaren Netz in der grauen Substanz. Die feineren Achsencylinderfortsätze dieser Ganglienzellen gelangen in die Längsbündelchen (*2, 3*) und werden dort zu längsverlaufenden Wurzelfasern, die sich erst später in den größeren Wurzelbündeln mit Markscheide umhüllen. Außerdem sieht man aber auch einzelne Fasern aus den Längsbündeln heraustreten und sich in der grauen Substanz verzweigen (*1*). Es sind dies offenbar die Endäste centraler Fortsätze von spinalen Ganglienzellen. Was aber dieses Gewebe besonders interessant erscheinen lässt, das sind die zahlreichen Anastomosen zwischen den Ganglienzellen; es können zwei (*b*), ja selbst drei (*a*) solche mit einander durch kurze dickere Verbindungsfortsätze zusammenhängen, welche ihrerseits wieder feine Netzfortsätze in das centrale Nervennetz entsenden.

Um aber abermals auf den sensorischen Ursprung des Trigeminus bei der Forelle zurückzukommen, so möge mitgetheilt werden,

---

Darum ist einstweilen anzunehmen, dass der Lobus seu Tuberculum impar der Cyprinoiden ein Lobus trigemino-facialis ist. Eine andere Frage ist es, ob in dem Lobus ausschließlich nur das innere sensorische Oblongatagebiet oder auch wenigstens ein Theil vom äußeren sensorischen Oblongatagebiet einbezogen wurde. Diese Frage bleibt einstweilen eine offene.

dass die großen sensorischen Zellen des großzelligen Trigemino-Acusticuskernes sich bezüglich ihrer Fortsätze ziemlich ähnlich jenen der kleinen Zellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes verhalten. Sie sind nicht in großer Zahl vorhanden, und ich glaube der Wirklichkeit nahe zu sein, wenn ich ihre Zahl jederseits auf höchstens vierzig schätze. Die meisten von ihnen liegen gerade an dem Abgange der Trigeminuswurzel (Fig. 4 *S*), und der ganze Kern liegt so, dass die ganze hintere oder zweite Trigeminusgegend von ihm der Länge nach durchsetzt wird (Fig. 34 *S*). Diejenigen Zellen, und diese sind ja in der Mehrzahl, die lateralwärts und der Wurzel anliegen (Fig. 46, *23*), haben alle dasselbe Verhalten ihrer Fortsätze mit einander gemein, doch ist die Gestalt der Zellen nicht immer dieselbe. Dadurch, dass vielfach ihre beiden mächtigen Netzfortsätze einander entgegengestellt vom Zellkörper abgehen, erinnern sie einigermaßen an die spindelförmigen Zellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes; nur besitzen diese Formen der großen Zellen stets drei Netzfortsätze, wodurch eben die Ähnlichkeit etwas herabgesetzt wird.

Da diese Zellen auch bei den erwachsenen Thieren sich recht gut schwärzen, so ereignet es sich, dass man, wie in dem abgebildeten Falle (*23*), gar zwei gut geschwärzte Zellen neben einander findet. Dies ist um so werthvoller, da dadurch das ganz übereinstimmende Verhalten ihrer Fortsätze auf demselben Präparate ersichtlich wird. Der dorsale Netzfortsatz verästelt sich stets in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet. Ein medianwärts gerichteter Netzfortsatz, der ebenfalls selbständig vom Zellkörper abgeht, hält bezüglich seiner Verästelung die Grenze zwischen sensorischem und motorischem Gebiete ziemlich ein. Der dritte äußere mächtige, ventralwärts gerichtete Fortsatz gelangt, stets ganz nahe an der Peripherie der ventralen Oblongata gelegen, bis weit hinunter in die Gegend des gleichseitigen Unterhornes, wo er dann vollständig in seine Endäste sich auflöst. Während seines Verlaufes im motorischen Gebiet giebt dieser mächtige Netzfortsatz fortwährend Äste aus sich ab. Der in jeder Beziehung sehr feine Achsencylinder sitzt dem Zellkörper durch die Vermittelung eines deutlichen Hügels auf, und sobald er in die äußere Nervenwurzel geräth, verdickt er sich und erhält seine Markscheide. Wie bereits erwähnt, giebt ein Theil dieser großen Zellen auch Wurzelfasern in den Acusticus ab, die dann für kurze Zeit längsverlaufen. Zwischen den großen Zellen liegen zahlreiche kleinere Ganglienzellen (Fig. 4), unter denen sich viele spindelförmige

befinden (Fig. 46, *26*) und deren Fortsätze sich bis auf den dritten inneren Netzfortsatz, der hier zu fehlen scheint, ganz so verhalten wie jene der großen Nachbarn. Der ventrale Netzfortsatz reicht gerade so weit nach unten wie jener der großen Zellen. Übrigens habe ich von der gleichen Stelle auch in dem inneren Acusticusgebiet Zellen beschrieben (Fig. 42, *35*), die bis auf die geringe Größe in jeder Beziehung sich diesen großen Zellen gleich verhalten. Aus all dem geht dann deutlich hervor, dass die großen Zellen bloß stark vergrößerte Elemente der gleichen Art wie jene kleinen aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete sind.

Nicht alle von den großen Zellen haben aber die eben beschriebene Gestalt, sondern viele sind auch bei den adulten Thieren in so fern abweichend gestaltet, als die beiden mächtigen, einander entgegengestellten Netzfortsätze von derselben Seite der Zelle abgehen und der Zellleib auf der entgegengesetzten Seite sich aufbaucht, wodurch die Zelle eine absonderliche Gestalt erhält (*23'*). Auch die so geformten Zellen können sich bezüglich ihrer Netzfortsätze — denn die Achsencylinder, die nie fehlen, gerathen stets in den Trigeminus oder Acusticus — ganz so verhalten, wie die der oben beschriebenen; doch habe ich bei Embryonen, die knapp vor dem Ausschlüpfen gestanden hatten, auch ein etwas modificirtes Verhalten der Netzfortsätze feststellen können. Eine solche große Zelle (*23'*) lag tiefer medianwärts, was auch bei adulten Thieren vorkommen kann, gerade oberhalb der dorsolateralen Längsbahn. Sein dorsaler Netzfortsatz (*23''''*) gerieth weit hinauf bis zur dorsalen Kleinhirnbahn und verästelte sich dort. Der andere mächtige Netzfortsatz theilte sich nach kurzem Verlaufe in zwei Äste, von denen der eine (*23'''*) zwischen der dorsolateralen Längsbahn (*rd*) und der äußeren Lateralbahn (*all*) nach ventralwärts zog, um sich in der lateralen grauen Substanz zu verästeln. Der andere Ast (*23''*) begab sich medianwärts und dann mit der Querfaserung in die Hinterstränge hinein, bog dann an der entgegengesetzten Seite des Septum medium nach unten, um dann mit seinem Endaste durch das untere Drittel des Hinterstranges in die gegenseitige Unterhorngegend zu gelangen und sich dort zu verästeln. Letzter Ast war somit ein Kreuzungsast und dieser Fall der einzig mir begegnete, wo ein Fortsatz einer Ganglienzelle aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet auf die anderseitige Oblongatahälfte und zwar in die motorische Region gerieth. Der Achsencylinderfortsatz, in dessen Nähe sich

noch ein kleiner Netzfortsatz befand, begab sich nach einer schlingenförmigen Krümmung in die äußere Trigeminuswurzel.

Die Ursprungsverhältnisse aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet sind in sämmtlichen drei Wurzelportionen des zweiten Trigeminus dieselben, und so fühle ich mich enthoben davon, den sensorischen Ursprung der zwei anderen Wurzelportionen bis auf einige wenige Zusätze zu schildern.

Nur das vordere Bündel der hinteren Wurzelportion des zweiten Trigeminus erhält ein ansehnliches inneres Wurzelbündel aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet, mit welchem Bündel dieses Gebiet rostralwärts auch sein Ende findet. Dieses Wurzelbündel zieht inmitten des äußeren sensorischen Oblongatagebietes, gerade so, wie die sensorische Wurzel des Facialis lateralwärts, tritt dann aber nicht wie dieser für sich aus der Oblongata, sondern lagert inmitten der sensorischen Hälfte der hinteren Wurzelportion (Fig. 7 *c'*). Auch dieses vordere Bündel der hinteren Wurzelportion besitzt motorische Fasern, deren mächtiges Bündel aber von dem inneren sensorischen Wurzelbündel noch durch äußere sensorische Wurzelbündel getrennt ist.

Was das Wurzelbündel aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet betrifft, so sind seine caudalwärts ziehenden Fasern (Fig. 34 *c'*) zusammen mit den letzten Wurzelfasern der sensorischen Facialiswurzel (*VIIa*) bis in die allernächste Nähe des Glossopharyngeusursprunges (*IX*) in dem inneren sensorischen Gebiete verfolgbar. Nach rostralwärts ziehend, kreuzt dieses einheitliche Trigeminusbündel die lateralwärts biegende sensorische Facialiswurzel und geräth dann bis in das Gebiet der hinteren Wurzelportion des zweiten Trigeminus, wo es in dasselbe nach außen biegt (Figg. 7, 33 *c'*). Es hat mit der sensorischen Facialiswurzel gemein die feinen, durch Karmin sich intensiv tingirenden marklosen Fasern, die erst nach ihrem Austritt aus dem Centralorgan Markscheiden erhalten. An Golgi'schen Präparaten, an denen oft auf einmal mehrere Wurzelfasern geschwärzt werden, erkennt man, dass aus dem inneren Oblongatagebiet (Fig. 43 *ok'*) Fasern (7) nach außen biegen und in die äußere Trigeminuswurzel gelangen (7') und, dass sie während ihres Querverlaufes zahlreiche feine Collateraläste abgeben.

Wie es bereits auch in der letzten Anmerkung berührt wurde, waren frühere Autoren wie u. A. Mayser der Ansicht, dass es nur eine »gekniete Wurzel« — so nannten sie die Wurzel aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet — gebe und diese dem Trigeminus angehörte. Goronowitsch (35) tritt dieser Ansicht entgegen

und nimmt die nach ihm einzige »gekniete Wurzel« ganz für den Facialis in Anspruch. Wie wir es bei der Forelle sahen, liegt aber diesmal die Wahrheit in der Mitte, denn es giebt sowohl für den Trigeminus, als auch für den Facialis eine »gekniete Wurzel«, wobei, besonders bei den Cyprinoiden, auf die sich MAYSER's Aussage beschränkt, diese beiden Wurzeln innerhalb der Oblongata ganz fest an einander lagernd nach außen gelangen.

Ich kann den Ursprung des Trigeminus aus dem äußeren sensorischen Gebiete nicht verlassen, ohne noch einmal einen Überblick auf denselben zu werfen. VAN GEHUCHTEN hat, wie bereits erwähnt wurde, die gangbare Behauptung auch für die Forelle aufgestellt (36, pag. 289), dass sämmtliche sensorische Trigeminusfasern aus den Ganglienzellen des GASSER'schen Ganglions ihren Ursprung nehmen, deren centrale Fortsätze, nachdem sie in das Centralorgan gelangt, zur »sensorischen Wurzel« des Quintus würden. Diese sensorische Wurzel ist bei Amnioten eine zweifache. Die centralwärts ziehende Faser theilt sich nämlich in der Oblongata in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast; die Summe der ersteren bildet bei dem Menschen die zum Kleinhirn aufsteigende Wurzel, und jene der letzteren die absteigende sensorische Wurzel, diese reicht bis zum untersten (caudalsten) Theil der Oblongata. Nun hat VAN GEHUCHTEN schon vorher bei dem Menschen (43) feststellen können, dass die aufsteigende sensorische Trigeminuswurzel schmächtiger als die absteigende sei, was, wie dies von demselben Forscher bei dem Hühnchen eruirt wurde (99), daher rührt, dass viele in die Oblongata eintretende Fortsätze, statt sich zu theilen, nach unten biegen und bloß die Faserzahl der absteigenden Wurzel vermehren. Von diesem Verhalten soll nun jenes der Forelle abweichen, da sämmtliche eintretende Fasern ohne sich vorher zu theilen zur absteigenden Wurzel werden. Es würde hier also in principiellen Bauverhältnissen ein großer Unterschied zwischen Fischen und den oben erwähnten Amnioten bestehen, woran man schon a priori sehr schwer glauben kann. Die Sache sieht aber sogleich anders aus, sobald wir erwähnen, dass VAN GEHUCHTEN nur Bruchstücke zu den Kopfnervenursprüngen der Forelle und auch dort nur für den unfertigen Theil lieferte. Darum ist es aber auch sehr schwer zu entscheiden, was dieser Autor unter der »absteigenden Trigeminusbahn« bei der Forelle versteht. Es ist wohl zu begreifen, was er unter jener Bezeichnung verstehen möchte, wo aber diese Wurzel eigentlich in der Oblongata liegen soll, ist aus VAN GEHUCHTEN's Worten kaum herauszubekommen; das zu

starke Schematisiren der neueren Schule hat denn doch schließlich Unklarheit erzeugt. Von den, wir wollen sagen in das Centrum eintretenden Fasern gelangen viele in unsere obere aufsteigende sensorische Trigeminuswurzel (Figg. 4, 46 *l.a.trg*), andere in das gemischte Längsfasersystem des äußeren sensorischen Oblongatagebietes (*s*), wieder andere bis weit hinauf in die dorsale Kleinhirnbahn, und so wäre es dann müßig entscheiden zu wollen, was VAN GEHUCHTEN unter einer absteigenden Trigeminuswurzel bei der Forelle versteht.

Wenn wir freilich horizontale Längsschnitte erwachsener Thiere, besonders die nach WEIGERT's Methode behandelt wurden (Fig. 33), betrachten, so müssen wir allerdings in einem Punkt VAN GEHUCHTEN Recht geben, darin nämlich, dass die rostralwärts steigenden Wurzelfasern in dem sensorischen Gebiet bei dem zweiten Trigeminus (*V″a*) ganz ausfallen, dies kommt aber entschieden daher, dass die nach rostralwärts zu gelangenden Fasern, deren Summe bei den Amnioten den sogenannten Ramus ascendens des Trigeminus vorstellt, ohne größere Bündel zu bilden dorsalwärts zieht, doch erst in der dorsalen Kleinhirnbahn zu Längsfasern wird. Hierüber ertheilen sagittale Schnitte besonders GOLGI'scher Präparate genügenden Aufschluss. Diese Fasern sind dann entweder centrale Fortsätze oder doch Theiläste centraler Fortsätze spinaler Ganglienzellen des GASSER'schen Ganglions, die sich dann in der Cerebellarleiste oder nach Art von Fasern auch anderer Herkunft in der Kleinhirnrinde verzweigen (Figg. 44, 47 mit roth).

Die nach caudalwärts strebenden Fasern, also centrale Fortsätze von Spinalganglienzellen oder deren Theiläste, und aus centralen sensorischen Ganglienzellen des äußeren sensorischen Oblongatagebietes stammende Fasern, verlaufen vielfach neben einander und es führen somit sowohl die obere aufsteigende sensorische Wurzel mihi, als auch das gemischte Längsfasersystem beiderlei Fasern. Eben so steht es mit vielen kleinen Bündeln innerhalb des äußeren sensorischen Gebietes. Man kann somit, wenn man von der sensorischen Wurzel des zweiten Trigeminus spricht, nicht bloß von der einen oder der anderen Faserart reden, sondern da sie bei der Forelle von einander noch nicht abgeschieden sind, zusammen verstehen. In dieser Auffassung können wir dann aussagen, dass die sensorischen Fasern des zweiten Trigeminus gemeinsam mit den Acusticusfasern weit nach hinten, sogar in das äußere sensorische Oblongatagebiet des Vagusgebietes hineinreichen (Fig. 33), doch die

caudalwärtige Grenze der Oblongata, die durch die hintere Vaguskommissur (*cv*) gegeben ist, nicht überschreiten.

Die motorischen Ursprungsverhältnisse schließen eng an an jene des Facialis. Die Zellen des oberen motorischen, sowie jene des eingeschobenen Kernes verhalten sich folgendermaßen. Unter den kleinen Zellen des ersteren giebt es entlang des ganzen Trigeminusgebietes Elemente (Fig. 4 *t*; Fig. 46, *44*), die ihren Achsencylinder direkt in eine der Wurzelportionen des Trigeminus senden. Achsencylinder von dieser Art, die aber in die anderseitige Wurzel gelangt wären und somit Kreuzungsfasern vorstellten, sind mir eben so wenig wie bei dem Facialisursprunge begegnet; dafür sendet aber manche Zelle einen ihrer Netzfortsätze in derselben Weise wie bei dem Facialisursprung (Fig. 42, *25*) durch die Querfaserung in die anderseitige Oblongatahälfte, der sich dann dort im oberen motorischen Kern verästelt.

Andere Achsencylinder (Fig. 46, *45*) aus obiger Stelle gelangen ventralwärts und werden dann unterhalb der inneren Längsbahn zu Längsfasern. Wie wir wissen, gehören jene feinen markhaltigen Längsfasern der ventrolateralen Gegend im Trigeminusbezirke noch zur inneren Lateralbahn (Fig. 4). Aber auch der obere Theil des inneren Lateralstranges bezieht einzelne Achsencylinder aus dem oberen motorischen Kern (*51*, *51'*). Außer dem bereits erwähnten Netzfortsatz gelangen solche aus diesem Kern sowohl in das sensorische (*51*) als auch in das motorische Gebiet zur Endverästelung, so, dass der obere motorische Kern, gleich wie in den weiter caudalwärts gelegenen Gegenden, mit diesen Gegenden in Konnex gesetzt wird. Auch der ventrale Theil des oberen motorischen Kernes, der eingeschobene Kern, verhält sich so, wie in der Facialisgegend, und ich will nur zur Ergänzung des dort Gesagten noch einige weitere Fälle anführen. Es giebt Zellen in diesem Kern, die ihren Achsencylinder direkt in die Trigeminuswurzel senden. Solche Achsencylinder biegen entweder über der inneren Lateralbahn nach außen (Fig. 4 *mk'*), oder durchsetzen diese Bahn nach oben zu (Fig. 46, *39*), um in die Trigeminuswurzel zu gelangen. Gekreuzte Fasern dieser Art habe ich auch in der Trigeminusgegend nicht beobachtet, doch möchte ich in Anbetracht der bekannten Verhältnisse im Vagusgebiete (39, Fig. 20) die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nicht in Abrede stellen. Die Achsencylinder anderer Zellen des eingeschobenen Kernes gelangen, wie dies ja von der Facialisgegend her uns bekannt ist, ventralwärts und werden dann unterhalb der inneren Lateralbahn zu Längsfasern. Manche solcher Achsencylinder (*40*) gelangen entweder direkt an ge-

nannten Ort, oder sie beschreiben durch die äußere Lateralbahn einen kleinen Bogen (*42*, *43*) und ziehen erst dann nach ventralwärts. In der Gegend der hinteren Wurzelportion des zweiten Trigeminus habe ich einmal deutlich erkennen können, dass eine sonst unvollständig geschwärzte Zelle (*41*) einen gut geschwärzten Netzfortsatz durch die Querfaserung hindurch auf die anderseitige Oblongatahälfte sandte. Zuvor schon zweigte sich ein Ast von diesem kräftigen Fortsatz ab und verästelte sich in dem Unterhorn derselben Seite. Der Kreuzungsfortsatz, der während seines Verlaufes Äste abgab, theilte sich auf der entgegengesetzten Oblongatahälfte in zwei Äste, von denen der eine in dem Unterhorn und der andere in dem eingeschobenen Kern zur Endverästelung gelangte.

Öfter findet man kleine motorische Zellen entfernt vom oberen motorischen Kern zwischen äußerer Lateralbahn und der dorsolateralen Längsbahn liegen (*38*), die zweifellos aus dem oberen motorischen Kern herstammen. Dafür spricht der Umstand, dass man öfter Zellen zwischen diesen Elementen und dem oberen motorischen Kern antrifft (Fig. 4) und die dann den Zusammenhang vermitteln.

Alle diese Zellen besitzen Achsencylinderfortsätze, die entweder direkt in die Trigeminuswurzel gelangen oder die Zahl der Fasern von der äußeren Lateralbahn vermehren (*38*). Häufig sieht man einen ihrer Netzfortsätze weit in das äußere sensorische Gebiet hineinragen und sich dort verästeln.

Größere Ganglienzellen im eingeschobenen Kern kommen zwar auch in der Trigeminusgegend vor, doch kommt es bis auf die bekannte Riesenzelle, welche der MAUTHNER'schen Faser zum Ursprung dient und deren Beschreibung seiner exquisiten Stellung wegen erst weiter unten erfolgen soll, nicht zur Riesenzellenbildung.

Auch das Verhalten des unteren motorischen Kernes oder des Unterhornes ist dasselbe wie in der Facialisgegend. Es giebt Ganglienzellen in jeder Höhe des Unterhornes, die ihren Achsencylinder direkt in die gleichzeitige Wurzel des Trigeminus schicken, die Bahn aber, welche diese Achsencylinder bis zu ihrem Ziel zu durchlaufen haben, ist nicht ein und dieselbe. Viele Achsencylinder (*10*, *10'*) ziehen senkrecht nach oben, biegen dann oberhalb der Lateralbahn und der dorsolateralen Längsbahn nach lateralwärts und gelangen so in die äußere Wurzel. Die Zahl dieser Fasern übertrifft die Zahl jener, welche die ventrale Straße einhalten. Sowohl bei dem Vagus (39, Fig. 19) als auch bei dem Facialisursprung — bei welch letzterem diese Bahn auch durch VAN GEHUCHTEN angegeben ward

— lernten wir diese ventralen Wurzelfasern kennen; ihre Bahn ist die Strecke von dem ventralsten Theil des Unterhornes bis zur Wurzel des Trigeminus, beziehungsweise der anderen Nerven. Um diese Strecke zurückzusetzen, müssen die querverlaufenden Achsencylinder den ventralsten Theil der inneren Lateralbahn durchkreuzen. Die Menge der diese Bahn einhaltenden kräftigen und markhaltigen Achsencylinder lassen sich an gut tingirten Karminpräparaten sehr gut übersehen (Fig. 4 *f*): sie ist keine allzugroße und die einzelnen Fasern liegen aus einander. Zwischen diesen Fasern finden wir Achsencylinder aus Ganglienzellen derselben Seite, die entweder stark ventral gelegen sind (Fig. 46, *1*, *1'*) oder aus höheren Regionen des Unterhornes sich nach unten und außen begeben haben (Fig. 4), dann solche, die aus Ganglienzellen des anderseitigen Unterhornes stammen (Fig. 46, *2*, *2'*). Diese durchsetzen einzeln quer die untere Hälfte des Hinterstranges (Fig. 4 *fp'*). Ferner giebt es hier Achsencylinder aus den Hintersträngen und zwar sowohl ungekreuzte (*13*, *13'*) als auch gekreuzte (*12*, *12'*). Beide kommen, so weit ich an Embryonen erkennen konnte, nur aus der ventralen Hälfte der Hinterstränge. In ganz ähnlicher Weise gelangen mit der oberen Bahn, außer Achsencylindern von Ganglienzellen derselben Seite (*8*, *8'*; *10*, *10'*) durch die Querfaserung hindurch, auch solche aus Ganglienzellen der anderseitigen Markhälfte (*9*, *9'*) in die Trigeminuswurzel. Ferner sind es Fasern aus allen Höhen des Hinterstranges, die gekreuzt (*12a*) oder ungekreuzt (*13a*) die obere Bahn benutzen, um in die äußere Trigeminusbahn zu gelangen.

Die Achsencylinder anderer Zellen der Unterhörner gelangen entweder auf Umwegen als Hinterstrangfasern oder gar nicht in den Trigeminus. Manche werden zu Längsfasern in den Hintersträngen derselben (*4*, *4'*) oder der anderseitigen Markhälfte (*5*, *5'*), und dies kann sich in jeder Höhe des Markes wiederholen. Andere (*7*, *7'*) werden zu Längsfasern in der inneren Lateralbahn oder der ventrolateralen Längsbahn (*6*, *6'*) derselben Oblongatahälfte. Manche Zellen scheinen überhaupt keinen Achsencylinder zu besitzen (*3*).

Wie ich es bereits erwähnt habe, liegt in der Trigeminusgegend — stellenweise aber auch bereits in der Facialisgegend und hat dann zu dem Facialisursprunge Beziehung — oberhalb jedes Vorderstranggrundbündels je ein äußerst feinfaseriges Längsbündel (Fig. 4 *w*). Dieses wird auf jeder Seite, wie wir weiterhin sehen werden, weiter rostralwärts zu einem abgesonderten Wurzelbündel für die erste Wurzelportion des zweiten Trigeminus. Über den Ursprung dieses Bündel-

paares habe ich nun Folgendes ermitteln können. Es senden kleine Ganglienzellen des Unterhornes ihre feinen und marklosen Achsencylinder durch das Unterhorn bis hinauf zu diesem Bündel derselben (Fig. 46, *48*, *48'*) oder der entgegengesetzten Seite (*49*, *49'*); hier werden diese dann zu marklosen Längsfasern. Andere Zellen mittlerer Größe liegen vielfach so fest dem Septum medium an, dass man ihre Zugehörigkeit zu einer der beiden Seitenhälften nicht festzustellen vermag (*14*); ihr Achsencylinder steigt dann fest dem Septum angelagert in vertikaler Richtung hinauf, um in einem der genannten Längsbündel rostralwärts zu biegen. Diesen vertikal hinaufstrebenden Achsencylindern gesellen sich noch andere an, die alle aus sehr kleinen Ganglienzellen der Hinterstränge stammen (*15*, *16*, *17*) und in den Bündeln gekreuzt oder ungekreuzt zu marklosen Längsfasern werden. Die Summe solcher vertikal hinaufstrebender Achsencylinder bildet dann in der vorderen Gegend des zweiten Trigeminus je ein feines dem Septum medium anliegendes Bündel. Gleich hinzusetzen möchte ich, dass nicht alle Achsencylinder kleiner, innerhalb der Hinterstränge gelegener Ganglienzellen zu Wurzelfasern jener feinfaserigen Längsstränge werden, und dass manche unter ihnen ihren Achsencylinderfortsatz auch direkt in die Trigeminuswurzel derselben oder der entgegengesetzten (*50*) Oblongatahälfte gelangen lassen. Es giebt auch kleine Ganglienzellen, die innerhalb des feinfaserigen Längsstranges gelegen sind und dieselben durch ihre Achsencylinder bereichern (Textfig. 18 *w*).

Die Unterhörner setzen sich, wie überall, durch die Netzfortsätze ihrer Ganglienzellen in vielfache Beziehungen mit entfernteren Gegenden sowohl derselben als auch der entgegengesetzten Oblongatahälfte. Manche Zellen aus der ventralsten Lage (*3*) entsenden einen ihrer Netzfortsätze bis oberhalb der lateralen Längsfurche (*lf*) und andere (*1*) auf die entgegengesetzte Oblongatahälfte. Viele Netzfortsätze (*7*) ziehen im Unterhorn vertikal hinauf, um sich dann in dem oberen motorischen Kern zu verästeln; andere wieder gerathen in das sensorische Gebiet derselben (*22*) oder der entgegengesetzten (*21*) Seitenhälfte. Auch steht die kommissurale Längsbahn (*cb*) in Beziehung mit der gleichseitigen (*18*, *18'*) oder anderseitigen Hälfte des Hinterstranges, und solche Fasern (*19*, *19'*, *20*, *20'*) stehen auch mit den Unterhörnern der Längsbahn in Konnex.

Bevor ich das Unterhorn dieser Gegend verlasse, möchte ich im Interesse der von mir eifrigst vertretenen Kontinuitätslehre darauf aufmerksam machen, dass ich in einem Falle, und zwar bei einer

erwachsenen Forelle, zwei Ganglienzellen, eine recht vollkommen (*10*), die Fortsätze der anderen nur ganz unvollkommen (*11*) geschwärzt habe, die durch einen sehr dicken Verbindungsfortsatz (*n*) mit einander zusammenhingen.

Der zweite Trigeminus bezieht noch eine ansehnliche Zahl von Längsfasern aus dem dorsalen Theil der äußeren Lateralbahn. Schon an gut tingirten Karminpräparaten ist es zu erkennen (Fig. 4), dass aus dem, in der hinteren Trigeminusgegend zu einem aparten Bündel gruppirten, breitfaserigen oberen Abschnitt der äußeren Lateralbahn breite markhaltige Fasern in den motorischen Wurzeltheil der hinteren Wurzelportion übertreten. Wegen der dicken Markscheide gelingt es sehr schwer, diese Fasern mit der Silbermethode darzustellen, und auch dann nur einzelne (Fig. 46, *37*). Bei Embryonen gelingt dies öfter, doch nicht bei Larven, da bei diesen die Markscheidenbildung dieser breiten Fasern bereits erfolgt ist. Gute WEIGERT'sche Präparate ersetzen hier Alles.

Ich möchte daran erinnern, dass die bei den Selachiern ein selbständiges Bündel, den Fasciculus medianus, bildenden breiten Fasern dieser Gegend zu einem solchen bei der Forelle nicht vereint sind, und es könnten nur diese breiten Fasern des äußeren Lateralstranges sein, die jenem Bündelpaare entsprechen könnten. Dann würden wir wissen, dass der Funiculus medianus mit seinem Ende in den zweiten Trigeminus gelangt. Mit dem Gebiet des zweiten Trigeminus hört rostralwärts, wie wir es noch ausführlicher zu erörtern haben, die äußere Lateralbahn als solche auf zu bestehen, und in der Gegend des ersten Trigeminus ist nur eine einzige einheitliche Lateralbahn vorhanden, die zum größten Theil aus der inneren Lateralbahn und zu einem geringen Grade aus dem Rest der äußeren Lateralbahn besteht.

Nach der Beschreibung der Detailverhältnisse erübrigt es uns noch, die einzelnen Wurzelportionen des Trigeminus für sich zu betrachten. Die hintere Wurzelportion (Fig. 1 *V″c*) besteht, wie wir es so eben kennen lernten, aus einem gemischten System von Fasern. In dem hinteren Abschnitt (Fig. 4 *V″c*) liegen die sensorischen feineren, mitunter auch dickeren Fasern dorsalwärts und die breiten motorischen ventralwärts. In dem vordersten Abschnitt dieser Wurzelportion befinden sich dann noch die, ein kompaktes inneres Bündel bildenden Wurzeln aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiete (Fig. 7 *c′*). Die mittlere Wurzelportion besteht auch äußerlich aus zwei Wurzeln (Fig. 1 *V″b*), die sich aber alsbald zu

einer einzigen vereinigen. Höchst interessant ist es nun, dass in dieser Einrichtung ein ursprünglicher Zustand sich gut erhalten hat, denn die beiden unter einander liegenden Wurzeln entsprechen getrennten Wurzelsystemen. Der obere Wurzeltheil (Fig. 8 *b'*) führt ausschließlich sensorische Wurzelfasern und solche, die aus dem Kleinhirn stammen. Dazu kommt noch, dass, sobald die Fasern dieses oberen Wurzeltheiles extramedullär markhaltig werden, in so fern es ein Theil nicht auch schon intramedullär war, auch sporadisch spinale Ganglienzellen in demselben auftreten. Der untere, etwas schwächere Wurzeltheil (*b''*), der aber auch oberhalb der Lateralfurche (*lf*) aus der Medulla tritt, führt ausschließlich motorische, breite Fasern, welche aus beiden motorischen Gebieten herrühren. Die vordere Wurzelportion (Fig. 1 *V''a*) ist eine gemischte Wurzel und auch in ihr wird die dorsale Lage der sensorischen und die ventrale der motorischen Wurzelfasern inne gehalten. Absonderlich ist bloß an der vorderen Wurzelportion, dass sich auch ein apartes Wurzelbündel aus dem unteren motorischen Gebiet erhält, das sich ganz ähnlich wie das sensorische Wurzelbündel der hinteren Wurzelportion, aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet auch intermedullär, in Form eines kompakten Bündels von dem Vorderstranggrundbündel aus, nach lateralwärts in den zweiten Trigeminus begiebt (Fig. 8 *a''*), doch ganz ventral in dem motorischen Wurzelbündel lagert. Den Ursprung dieses Bündels, das ich das gekniete oder feinfaserig motorische Wurzelbündel des Trigeminus (ventrale gekniete Wurzel nach Mayser) nennen möchte, habe ich bereits ausführlich erörtert und will dieser Erörterung noch Einiges hinzufügen und gleichzeitig das Verhalten des Riesenzellenpaares, das Beziehungen zu diesem Bündel hat, schildern.

Dieses feinfaserige motorische Wurzelbündel bezieht, wie wir sahen, gekreuzte (Fig. 43, *3'*) und ungekreuzte (*3*) Fasern aus dem unteren motorischen Gebiet und wendet sich, nachdem es einige Zeit oberhalb des Vorderstranggrundbündels als Längsbündel verweilt hatte, nach außen in die Trigeminuswurzel (Fig. 8 *a''*). Schon von der Kreuzungsstelle der Mauthner'schen Fasern beginnt die Auswärtsbiegung dieser Wurzel (Figg. 43, 34 *a''*) und endigt rostralwärts erst in der Gegend der Kolossalzellen (Fig. 35, Textfig. 18 *a''*). Horizontalschnitte, die nach der Weigert'schen Methode behandelt wurden, lassen dieses Verhalten deutlich erkennen und zeigen zugleich (Fig. 34), dass die Wurzelfasern gegen die Austrittsstelle zu unter einander konvergiren und sich auf diese Weise dort zu einem dichten Bündel

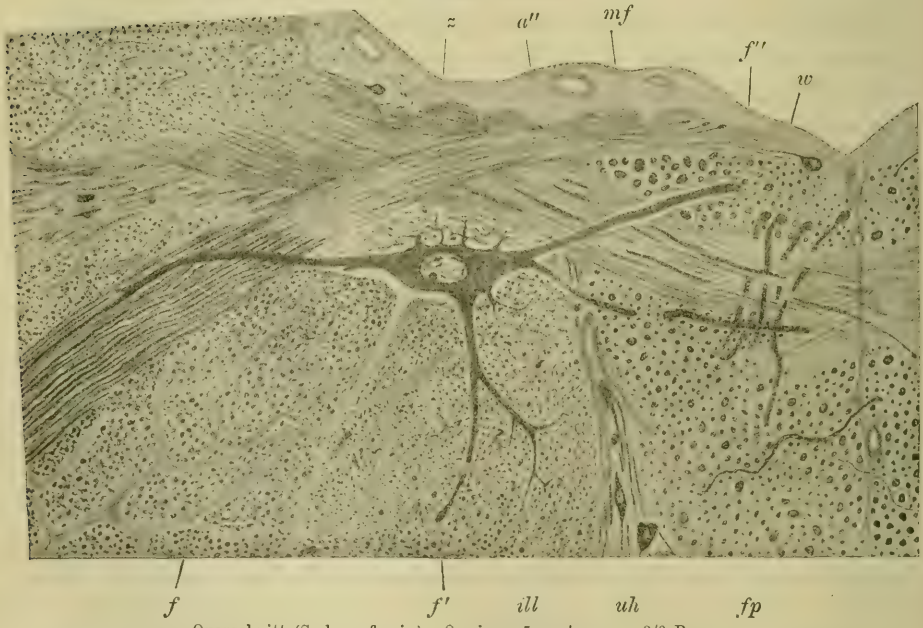
koncentriren. Auf Golgi'schen Präparaten erkennt man (Fig. 43), dass dieses Wurzelbündel (*4*) aus der eigentlichen Querfaserung keine Wurzelfasern bezieht, denn diese ziehen quer über dasselbe hinweg und gelangen, speciell auf dem abgebildeten Präparate, an dem das mit blau Gezeichnete von einem und demselben Präparate herrührt, entweder in die kommissurale Längsbahn (*5*) oder verästeln sich in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet (*6*). Anders verhält sich der eingeschobene Kern, denn manche seiner Zellen (*1*, *2*) senden ihren Achsencylinder zur Vermehrung der Wurzelfasern in die feinfaserige motorische Wurzel. An diesen Zellen konnte ich einen zweiten Achsencylinder nie wahrnehmen, sondern bloß Netzfortsätze, die entweder in nächster Nähe vom Zellleib oder erst in weit entlegenen Gebieten zur Endverästelung gelangten. Zu diesen Zellen des eingeschobenen Kernes gehört ihrer Lage nach auch die Riesenzelle (Fig. 8 *rz*), die jederseits unter Anderem den Mauthner'schen Fasern zum Ursprung dient.

Stieda war der Erste, der die Angabe gemacht hatte, die Mauthner'schen Fasern endigten nach erfolgter Kreuzung in der Oblongata in »gewissen großen Zellen« (89). Stieda's Beobachtungen wurden von Mayser bestätigt (61). Die Riesenzelle jeder Seite soll nach letztem Autor »eine starre weite Bindegewebskapsel . . . ., einen relativ kleinen Protoplasmaleib und zwei große Fortsätze«, »einen lateralen und einen ventralen« besitzen. Der laterale Fortsatz »zieht zwischen den Fasern der gekreuzten absteigenden Acusticuswurzel (so nennt Mayser die feinfaserige motorische oder unsere gekniete Trigeminuswurzel) nach außen«. Der andere Fortsatz wird, wenn ich Mayser recht verstehe, zur Mauthner'schen Faser. Außerdem soll jede dieser Zellen noch zahlreiche Fortsätze besitzen, »wodurch die Zellenkapsel mit ihrer Umgebung und namentlich dem Ependym des vierten Ventrikels in Verbindung steht«. Fulliquet's (23) sonderbaren Angaben nach sollen die Mauthner'schen Fasern bei Protopterus mit Ganglienzellen gar nicht in Verbindung stehen, sondern sollen bei dem Übergang in den Acusticus in mehrere Fibrillen zerfallen, die dann ein Bündel bilden (offenbar verwechselt Fulliquet ein solches vermeintliches Bündel mit der feinfaserigen motorischen Trigeminuswurzel). Auch Burckhardt (12) bringt bei Protopterus die Riesenzellen außer mit den Mauthner'schen Fasern mit dem Acusticus in Verbindung, doch die Art und Weise dieser Verbindung wird nicht angegeben. Wohl auf diese Beobachtungen hin hat dann Fritsch (25) in dem Glauben an einen Konnex mit dem Acusticus die Aussage gethan,

dass die Mauthner'schen Fasern, da sie vermuthlich zur Innervirung der Schwanzflossenmuskulatur dienen — eine Vermuthung, die ich inzwischen bestätigen konnte (40) —, dadurch die »Koordination derselben für die regelmäßige, energische Seitenbewegung zu einer besonders innigen« machen.

Sowohl bei adulten Thieren als auch bei Larven und selbst Embryonen versagte mir bezüglich des Riesenzellenpaares das Golgi'sche Silberverfahren stets. Darum musste ich, um bezüglich dieser Zellen ins Reine zu kommen, an andere Mittel denken. Die einfache Tinktionsmethode an und für sich konnte auch nicht befriedigen, und

Fig. 18.



Querschnitt (Salmo fario). Osmiumpräparat, vergr. 3/6 Reichert.

so wandte ich mich an die Osmiumsäurebräunung mit und ohne nachträglicher Holzessigbehandlung.

Da nun die Fortsätze auch nur theilweise und auch nur annähernd nicht in dieselbe Querebene fallen, so musste ich meine Zuflucht zu zahlreichen (acht) Querschnittserien nehmen und auf diese Weise die Verhältnisse mir dann konstruiren. Dies war ein mühsames und doch nicht ganz verlässliches Verfahren. Als ich nun in letzter Zeit wieder zwei andere Querschnittserien anlegte, erhielt ich in der einen ein schönes Präparat, welches dadurch ausge-

zeichnet war, dass die wichtigeren Fortsätze auf einem und demselben Schnitte zu sehen waren. Dieses Präparat bestätigte dann die mühsam durch Kombination von hinter einander folgenden Querschnitten erzielten Resultate. Ich beschränke mich darum ausschließlich auf die Beschreibung dieses Querschnittes und bemerke dazu bloß, dass die Riesenzelle jeder Seite nicht immer dieselbe Gestalt, wie es die Abbildung darstellt, besitzt. Die Lage der Zelle ist stets dieselbe, nämlich neben dem Hinterstrang (*fp*), oberhalb der inneren Lateralbahn (*ill*) und fest unter der Querfaserung (*ivds*). Es bleibt zwischen der Lateralbahn, der Querfaserung und dem feinfaserigen motorischen Trigeminuswurzelbündel (*a''*) ein trapezförmiger Raum übrig, den die Riesenzelle zum Theil wenigstens einnimmt. Auf dem genannten Präparat (Textfig. 18) besitzt die Zelle die häufigst vorkommende, der Querachse der Oblongata nach gestreckte Form und somit zwei verjüngte Enden, ein medianes und ein laterales. Aus dem medianen Ende geht die Mauthner'sche Faser (*mf*) ab, die, etwas nach oben und nach medianwärts ziehend, die Querfaserung (*ivds*) kreuzt. Noch während der Kreuzung erhält dieser mächtige Achsencylinder seine Markscheide. In dem Hinterstrang angelangt, zieht die Faser nach hinten, hierbei konvergiren die beiden Fasern unter einander, bis sie sich schließlich medianwärts treffen und einander kreuzen. Ich habe die linke Riesenzelle so, wie ich sie aus drei über einander lagernden Horizontalschnitten zu kombiniren vermochte, auf Fig. 34 eingezeichnet und zugleich angegeben, in welcher Weise und wo die Kreuzung der Mauthner'schen Fasern stattfindet. Es entspricht dieses Bild vollständig dem Sachverhalt. Etwas vor der Kreuzungsstelle verdicken sich die Mauthner'schen Fasern um etwas, und die Markscheide entfaltet sich mächtig. Eine allmähliche Verdickung des Achsencylinders ist ja auch bei gewöhnlichen Achsencylindern eine ziemlich verbreitete Erscheinung, und wurde ein solches Verhalten auch von mir im Laufe dieser Schrift mehrmals erwähnt.

Gleich unterhalb der Mauthner'schen Fasern geht aus der Riesenzelle ein zweiter, beiläufig halb so schwacher Achsencylinder (*f'''*), als der erste war, ab; er begiebt sich gleichfalls in den Hinterstrang, aber unterhalb der Querfaserung. Ich habe an anderen Präparaten feststellen können, dass dieser Achsencylinder gleichfalls zur Kreuzungsfaser wird und nachher als eine der mächtigeren Längsfasern im Bündel sich der weiteren Beobachtung entzieht. Darum vermag ich es nicht anzugeben, ob er sich rostralwärts oder caudalwärts wendet. Ein dritter mächtiger Fortsatz zog aus der

ventralen Seite der Zelle ventralwärts in die innere Lateralbahn und wurde, nachdem er hier zuvor einen collateralen Netzast abgab, zu einer markhaltigen Längsfaser (*f'*) der Lateralbahn. Auch von diesem Achsencylinder weiß ich es nicht, ob er später rostral- oder caudalwärts zieht. Der der MAUTHNER'schen Faser oppositipol abgehende Fortsatz (*f*) gelangt, ohne markhaltig zu werden, in die gekniete oder feinfaserig-motorische Trigeminuswurzel (*a''*) des zweiten Trigeminus und zerfällt dort in mehrere Äste, deren Zahl drei bis vier (Fig. 35) betragen dürfte. Diese Äste sind Achsencylinder von gleicher Feinheit, wie jene des feinfaserigen motorischen Bündels, und gelangen mit diesem in die vordere Wurzelportion des zweiten Trigeminus. Außer diesen kräftigen Achsencylinderfortsätzen besitzt die Riesenzelle noch sehr viele feine und kurze Netzfortsätze, von denen eine Anzahl dorsalwärts vom Zellleib abzweigt (*z*) und jene, im trapezförmigen Raum von der Zelle freigelassene, dorsale Stelle mit einem recht grobmaschigen Netzwerk ausfüllt. Aber auch sonst besitzt die Zelle noch zahlreiche kurze Netzfortsätze, welche mit ihrem Netzwerk den Zellkörper allseitig umgeben und dadurch auf manchen Schnitten jenes sonderbare Bild erzeugen, das bei anderen Teleostiern MAYSER geschildert hat. Es wird freilich mit den oben beschriebenen großen Fortsätzen die Zahl der großen Fortsätze nicht zu Ende sein, doch bin ich leider nicht im Stande, über dieselben etwas angeben zu können. Einstweilen kann als positive Errungenschaft bloß gelten, dass die Riesenzelle außer dem MAUTHNER'schen Achsencylinder noch drei andere Achsencylinder abgiebt, von denen der eine in mindest drei feinere Achsencylinder zerfällt, und dass somit eine einzige Zelle sechs Achsencylindern zum Ursprunge dient. Dass eine Ganglienzelle zwei Achsencylinder abgiebt, ist nichts Ungewöhnliches, und ich habe ein solch Verhalten zuerst bei Orthagoriscus, dann sowohl im Rückenmark (40) als auch in der Vagusgegend (39) anderer Knochenfische beschrieben. Außerdem wissen wir es auch von den Seitensträngen des Rückenmarkes der Teleostier (40), dass dort, wenn auch nicht direkt vom Zellkörper, so doch von dessen Achsencylinderfortsatz, noch mehrere collaterale Achsencylinder sich abzweigen können, die nachgewiesenermaßen zu Wurzelfasern der motorischen Wurzeln von Spinalnerven werden. Somit ist das Verhalten des Achsencylinders in der geknieten Trigeminuswurzel nichts Eigenartiges, sondern eine ganz gewöhnliche Erscheinung. Gleichzeitig ist auch der Nachweis dafür erbracht worden, dass die Riesenzelle mit dem Acusticusursprung nicht

in Zusammenhang steht, sondern mit dem zweiten Trigeminus. Die irrige Angabe Mayser's rührt daher, dass der Acusticus bei den Cyprinoiden sehr eng dem Trigeminus anliegt (39, Figg. 8, 9) und so eine Verwechslung, besonders in Anbetracht der mangelhaften Kenntnisse Mayser's vom äußeren Verhalten der Nervenwurzeln, nur zu leicht erfolgen konnte. Die nach ihm folgenden Autoren trifft aber der Vorwurf, dass sie Mayser's Angabe kritiklos annahmen.

Hier möchte ich nun auf den Ursprung des ersten Trigeminus eingehen und wie bisher mit den topographischen Verhältnissen beginnen.

Da bei Salmo der erste Trigeminus ziemlich entfernt von dem zweiten liegt (Fig. 1), so befindet sich zwischen beiden in dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet eine Stelle, aus der unter Anderem auch noch Acusticusfasern (Fig. 33 *VIII.vk'*) entspringen; wie wir es aber bereits wissen, entstehen solche Fasern auch noch in und etwas vor dem Gebiet des ersten Trigeminus (*VIII.vk*). Obgleich aus diesem Gebiet auch noch der erste Trigeminus sensorische Fasern auf die bekannte Weise erhält, so naht sich derselbe doch seinem Ende. Auch die Cerebellarleiste ist bereits in der rostralwärtigen Gegend des zweiten Trigeminus als solche nicht mehr vorhanden. Die über sie hinweg in die Oblongata ziehenden Kleinhirnfasern (Fig. 47 *ε*) werden immer zahlreicher und verdrängen zum Schlusse die Nervenzellen vollständig. Es besteht dann dort die Cerebellarleiste ganz aus mehr oder weniger horizontal verlaufenden Faserbündeln, die aus dem Kleinhirn in die Oblongata oder vice versa ziehen (Fig. 8 *cl*). In der ersten Trigeminusgegend ist dann die Cerebellarleiste selbst in dieser höchst veränderten Form nicht mehr vorhanden (Fig. 9).

Was noch vom äußeren sensorischen Oblongatagebiet erhalten ist, wird von vertikal ziehenden Wurzelbündeln aus dem Kleinhirn für den ersten Trigeminus vielfach durchsetzt und erleidet auch dadurch eine Einschränkung.

Bezüglich des motorischen Gebietes wären einige Veränderungen zu verzeichnen. Vor Allem ist der eingeschobene Kern (Figg. 5, 9, 33 *mk''*) sehr mächtig entfaltet und stellt in dieser Form den sogenannten vorderen Trigeminuskern früherer Autoren dar, der jedoch caudalwärts von dem übrigen Theil des eingeschobenen Kernes nicht abgetrennt ist. In verringertem Umfange reicht der Kern rostralwärts bis in die Trochlearisgegend (Fig. 10 *mk''*) und giebt fortwäh-

rend Wurzelfasern ab, die, sich lateralwärts sammelnd (*V'*), nach caudalwärts sich in den Hauptstamm begeben. Die kommissurale Längsbahn (Kleinhirn-Hinterstrangbahn) ist bis auf kleine Reste (Fig. 5 *cb*) ganz geschwunden und auch die Restbündel biegen nach Art des Hauptbündels bald darauf nach oben in das Kleinhirn.

Der eingeschobene Kern theilt als solcher oder durch die Bündel seiner ventralziehenden Fortsätze zwar die Lateralbahn noch immer in eine äußere und in eine innere Bahn (*all.ill*) ab, doch ist in der vordersten Gegend an der Stelle, wo der Stamm des ersten Trigeminus abgeht (Fig. 9), eine Scheidung einer äußeren von einer inneren Lateralbahn nicht mehr möglich. Dies kommt daher, dass die äußere Lateralbahn mit ihrem größeren Theil in die Wurzel des ersten Trigeminus einbiegend, zur aufsteigenden motorischen Wurzel dieses Nerven wird. Sie ist aber mit der dorsolateralen Längsbahn (*rd*) auch hier nicht zu verwechseln, die erst weiter nach vorn (Fig. 9 *rd*) als aufsteigende sensorische Wurzel (aufsteigende Trigeminuswurzel der Autoren) in den ersten Trigeminus gelangt.

Das Unterhorn (Fig. 9 *uh*) verhält sich wie ehedem, doch ist es für diese Gegend höchst charakteristisch, dass eine große Zahl von Nervenfasern aus dem Unterhorn nach oben zieht, dann bogenförmig über das Vorderstranggrundbündel nach innen biegt und als vertikales Bündel neben dem Septum medium nach ventralwärts geräth. Wir wollen dieses Bündelpaar (Fig. 9) die Bogenbündel nennen. Sie finden sich nur in der Gegend des ersten Trigeminus.

In der Gegend des ersten Trigeminus befindet sich bereits eine Schicht lateralst gelegener, feinster Längsfasern (*amb'*) in dem motorischen Gebiete (Ende des »tiefen Markes« der Autoren), die als solche weiter caudalwärts nicht mehr besteht. Weiter nach vorn in der Trochlearisgegend beschränkt sich zwar diese Schicht auf die laterale Seite der Oblongata (Fig. 10 *amb*), doch ist es unverkennbar, dass sie viel kompakter als in der Gegend des ersten Trigeminus ist. Noch weiter rostralwärts in der hintersten Oculomotoriusgegend (Fig. 11) erkennt man, dass diese Längsfasern (*amb*) jederseits aus dem Lobus opticus herrühren und somit als Längsfasern nach caudalwärts zu ziehen. Es sind, wie ich gleich bemerken möchte, Netzfortsätze aus Ganglienzellen des Lobus opticus, die nach hinten ziehen und, sich in dem ventralen motorischen Gebiet der Oblongata auflösend, zwischen dem Mittelhirndach und dem motorischen Oblongatagebiet Bahnen sekundärer Art (sekundäre Ver-

bindungsbahnen) vorstellen. Um gleich mit Namen ihre Eigenschaft auszudrücken, wollen wir diese Bahn als sekundäre Opticus-Oblongatabahn bezeichnen.

Bezüglich der feineren Ursprungsverhältnisse des ersten Trigeminus konnte ich Folgendes ermitteln. Sensorische Fasern erhält er in geringer Zahl aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiet, oder es lösen sich solche aus dem Trigeminusstamme dort auf und sind dann Fasern indirekten Ursprunges. Die sensorischen Ganglienzellen, aus denen Wurzelfasern entspringen, sind entweder kleine Gebilde (Fig. 50, *4* schwarz) oder Zellen mit mächtigen Netzfortsätzen. Unter diesen letzteren giebt es eine Anzahl solcher, die mit ihrem mächtigen oberen Netzfortsatz in das Kleinhirn hineingelangen (*5*), mit einem feineren ventralen in dem äußeren sensorischen Gebiet sich verästeln und ihren feinen Achsencylinder in den ersten Trigeminus entsenden. Der Form nach sind sie den spindelförmigen Elementen gleich und stellen bezüglich ihrer Netzfortsätze ähnliche Zellen vor, wie die der Cerebellarleiste sind. Außerdem giebt es eine sehr große Anzahl von Fasern (*f*, *f'*), die aus dem Kleinhirn kommen oder als centrale Fortsätze von Zellen des Gasser'schen Ganglions dorthin ziehen. Diese beiden Faserarten gruppiren sich zu Bündelhaufen (Fig. 9 *f*) und ziehen dann weit hinauf bis in die Körnerschicht des Kleinhirns, wo sie sich dann zerstreuen. Die Kleinhirnwurzeln des ersten Trigeminus machen, da sie oft auf wenigen Querschnitten zu überblicken sind, einen gewaltigen Eindruck, der an den Wurzeln des zweiten Trigeminus und der nachfolgenden Nerven nicht so übersichtlich ist, denn sie gelangen ja dorthin, mit Ausnahme des vordersten Theiles, vom zweiten Trigeminus als Längsfasern hauptsächlich in der dorsalen Kleinhirnbahn. Bei manchen, besonders großen Individuen von Salmo irideus verdichten sich die Kleinhirnwurzeln zu einem ansehnlichen Strang, der auch äußerlich zu sehen ist (Fig. 1 *V'* hinter dem Trochlearis IV).

Der Ursprung der Fasern aus dem Kleinhirn ist derselbe wie in der zweiten Trigeminusgegend, und den Angaben, die ich bereits bei dem zweiten Trigeminus machte, möchte ich bloß noch anfügen, dass bei dem ersten Trigeminus auch der Beweis dafür zu erbringen war, dass Ursprünge aus Purkinje'schen Zellen auch aus der anderseitigen Cerebellarhälfte erfolgen und es unter diesen Wurzelfasern somit auch gekreuzte giebt. Es sind dann hauptsächlich zwei Kommissuren, nämlich die vordere cerebellare Trigeminuskommissur (Figg. 10, 11 *V.com'*), eine Querfaserung, die hinter der bekannten

cerebellaren Trochleariskommissur (Fig. 41 *IV.com*) in dem hinteren Theil der Valvula cerebelli (*vc*) gelegen ist, und die hintere cerebellare Kommissur, die auch solchen Kreuzungsfasern zum Ursprung dient. Die letztere ist eigentlich keine einheitliche Querfaserung, sondern besteht aus vier oder fünf Querbündeln (*V.com*), die an der vorderen vertikalen Seite des Kleinhirns und zwar innerhalb der Ganglienzellschicht liegen. Horizontale Längsschnitte, die in der auf Fig. 41 angegebenen Richtung (*x''*, *x'''*) geführt und mit dem Silberimprägnationsverfahren behandelt wurden, zeigen dies sehr deutlich. Es ziehen dort nicht nur Achsencylinder von Purkinje'schen Zellen derselben (Fig. 56, *1*), sondern auch solche der entgegengesetzten Seitenhälfte (2 lateralwärts und gelangen dann in senkrecht absteigende Kleinhirn-Wurzelbündel des ersten Trigeminus (*V'*).

Als eine sensorische Wurzel des ersten Trigeminus ist zum Theil auch die dorsolaterale Längsbahn zu betrachten. Sie ist diejenige Längsbahn, welche, obgleich sie, wie dies weiter oben nachgewiesen ward, auch mit dem Facialis und der Vagusgruppe in Beziehung tritt, doch hauptsächlich dem ersten Trigeminus angehört. Darum wurde sie von früheren Autoren als ausschließliche »aufsteigende Trigeminuswurzel« aufgefasst. Um ihr ganzes Verhalten noch einmal in Erinnerung zu bringen, so möge wiederholt werden, dass sie in Form zerstreut liegender Längsfasern aus dem sensorischen Gebiet des Rückenmarks in die Vagusgegend gelangt, sich dort nach Aufnahme von weiteren Fasern zu einem einheitlichen Bündel gestaltet (Fig. 33 und Textfig. 9 *rd*), in den Vagus und Glossopharyngeus Fasern abgiebt und vor dem Glossopharyngeus etwas sich ventralwärts senkend (Textfig. 10 *rd*), stets lateralwärts neben der äußeren Lateralbahn gelegen (Figg. 3, 4), bis zum ersten Trigeminus gelangt und in denselben einbiegt (Figg. 9, 50 *rd*). Dieses Verhalten demonstriren Weigert'sche Präparate (Fig. 34 *rd*) übersichtlich.

Wie ist nun diese Bahn bezüglich ihres Ursprunges aufzufassen? Um diese Frage der Beantwortung näher zu führen, möchte ich vor Allem daran erinnern, dass es mir nicht gelang, dafür den Nachweis zu erbringen, dass diese Bahn direkt von Ganglienzellen des Centralorgans Achsencylinder für ihre Stärkung aufgenommen hätte. Dafür habe ich aber in der Vagusgegend (39, Figg. 19, 20) den Nachweis erbracht, dass zahlreiche Fasern aus der dorsolateralen Längsbahn in das sensorische Oblongatagebiet gelangen und sich dort im centralen Nervennetz auflösen. Man geht darum wohl nicht fehl, wenn man annimmt, dass diese Bahn aus centralen Fortsätzen

von Ganglienzellen, insbesondere des Gasser'schen Ganglions, dann des Facialisganglions und der spinalen Ganglien der Vagusgruppe zusammengesetzt wird, die dann diese Centren mit caudalwärtigen Oblongatagebieten und sensorischen dorsalen Rückenmarksdistrikten in Verbindung setzt. Es entstünden dann ihre Fasern aus dem Centralnervensystem auf indirekte Weise, d. i. aus dem centralen Nervennetz. Die dorsolaterale Längsbahn setzt sich dann, wie wir dies allerdings nur von der Vagusgegend wissen, auch mit ventralen motorischen Centren derselben (39, Fig. 20, *14*, *14''*) oder der entgegengesetzten (*25*) Oblongatahälfte in Verbindung, doch wohl immer durch collaterale Netzäste.

Der motorische Ursprung des ersten Trigeminus erfolgt hauptsächlich aus seinem eingeschobenen Kern, der in Form (Fig. 9 *mk''*) eines starken Bündels seine Fasern in denselben sendet. Als Längsbahn, welche die Vermittelung mit motorischen caudalen Abschnitten der Oblongata und des Rückenmarkes herstellt und beiden Trigeminis Wurzelfasern zuführt, ist die äußere Lateralbahn zu betrachten, die, wenn nicht ganz, so doch zum größten Theil mit ihren Fasern in den Nervenstamm des ersten Trigeminus einbiegt (Fig. 50 *all*). Außerdem ist es eine große Zahl von Kreuzungsfasern aus dem ventralen motorischen Gebiet, die durch die Querfaserung hindurch in den ersten Trigeminus gelangt. Was die Zellen aus dem eingeschobenen Kern betrifft, so geben wohl die meisten, wenn nicht alle von ihnen, ohne Unterschied ihrer Größe Achsencylinder in den Stamm des ersten Trigeminus ab. Diese Achsencylinder gehen entweder geraden Weges peripherwärts (Fig. 50, *1*, *4* roth), oder, was ziemlich häufig zu sehen ist, sie beschreiben innerhalb des Kernes einen nach innen zu gerichteten engen Bogen und gelangen so (*2*, *3*) in den Trigeminusstamm. Anfangs sind alle Achsencylinder fein, verdicken sich aber noch innerhalb der Oblongata um das Zweifache ihrer früheren Breite. Wie überall, nehmen auch innerhalb der äußeren Wurzel des ersten Trigeminus die breiten Fasern eine ventralwärtige Lage ein. Die Netzfortsätze der Zellen des eingeschobenen Kernes verhalten sich ganz so, wie in der Gegend des zweiten Trigeminus. Es giebt kurze Fortsätze, die sich noch innerhalb des Kernes verzweigen oder erst im sensorischen Gebiet zur Endverästelung gelangen (*4* roth). Andere Netzfortsätze, und diese sind naturgemäß die längsten, begeben sich zwischen innerer und äußerer Lateralbahn nach ventralwärts und gelangen entweder in dem Unterhorn (*1'*, *2'*) oder doch in dessen

nächster Nähe (*3'*) zur Verästelung. Andere Netzfortsätze (*3''*) biegen über die innere Lateralbahn hinweg in das Vorderhorn und verästeln sich dort. Es giebt aber auch Netzfortsätze (*1'*), die oberhalb des Hinterstranges (*fp*) in das Bogenbündel derselben Seite gelangen. Leider gelang in diesen Bündeln die Schwärzung nie so vollkommen, dass ich danach bestimmt angeben könnte, wie weit ventralwärts solche Netzfortsätze mit dem Bogenbündel gelangen.

Bezüglich des Ursprunges aus den Unterhörnern und den Hintersträngen hätte ich dem bei dem zweiten Trigeminus Gesagten nichts beizufügen und will nur bemerken, dass solche Wurzelbündel aus diesen ventralen Gebieten, sowohl gekreuzt (Fig. 34 *w*) als auch ungekreuzt (Fig. 37 *w*), in mächtigen Bündeln in den ersten Trigeminus ziehen.

Des Weiteren möchte ich mich hier bloß darauf beschränken, das für die Gegend des ersten Trigeminus mehr oder weniger charakteristische Verhalten der Unterhornelemente hervorzuheben. Vor Allem möchte ich bemerken, dass mir hierselbst eine Anzahl von Zellen der verschiedensten Größe mit Ausschluss der allergrößten begegnete, die keinen Achsencylinder besaßen (Fig. 50, *6*, *11*, *14*, *15*, 27). Diese lassen ihre Fortsätze entweder auf derselben Seitenhälfte verzweigen, oder senden einen derselben, der je nach der Lage der Zelle ein verschieden langer sein kann, in das anderseitige Unterhorn und lassen es dort verästeln (*27*). Andere Zellen (*6*, *15*) schicken einen ihrer Fortsätze in das Bogenbündel derselben Seitenhälfte. Auch sah ich manchmal, dass irgend eine der kleineren, der inneren Lateralbahn genäherten Zellen alle ihre Netzfortsätze innerhalb dieser Bahn verzweigen ließ. Ein eigenartiges, für diese Gegend charakteristisches Verhalten der größeren Netzfortsätze, zumeist der größten Zellen, ist es, dass sie zu einander und zu gleichen Ästen anderer Zellen mehr oder weniger parallele Nebenäste in die Hinterstränge senden, die sich dort in der angegebenen Weise weiter verästeln, wodurch ein bei gut gelungener Schwärzung höchst zierliches Bild (*a*) entsteht.

Auch die mit Achsencylindern versehenen Zellen lassen ihre Netzfortsätze in jeder der uns schon bekannten Weise auf derselben (*7*, *9*, *10*, *13*, *24*, *25*, *26*), oder doch einen von ihnen auf der entgegengesetzten Oblongatahälfte (*12*) verästeln. Mit ihren Achsencylindern vermehren viele die Faserzahl der Lateralbahn entweder derselben (*7*, *7'*; *12*, *12'*; *13*, *13'*) oder der entgegengesetzten Seitenhälfte (*24*, *24'*, *24''*; *25*, *25'*, *25''*). Andere Achsencylinder werden auf derselben (*9*) oder der entgegengesetzten Seitenhälfte (*26*, *26'*) in der Gegend der absteigenden ventralen Lateralbahn zu vielfach caudalwärts ge-

richteten Längsfasern und werden wohl auf diese Weise zu der Abducenswurzel gelangen.

Vielfach sieht man auch collaterale Netzäste von mächtigen Längsfasern in den Hintersträngen (*18*, *19*) sich in der Unterhorngegend verzweigen.

Bezüglich der Bogenbündel kann ich bloß so viel mittheilen, dass die von oben nach unten ziehenden Fasern nach ventralwärts gelangen, um sich dann dort (*17*) zu verästeln. Ob nun alle diese Fasern dieser Bündel auch Netzfortsätze sind, die dann in der bereits angegebenen Weise hierher gelangen, lässt sich nicht mit Bestimmtheit feststellen, denn bei vielen (*23*) kommt wegen ungenügender Schwärzung das Endverhalten nicht recht zur Beobachtung, und solche könnten möglicherweise auch Achsencylinder sein. Man sieht auch manchmal Längsfasern (*16*) hierher gerathen und sich spalten, was wieder die Sache komplicirter gestaltet.

Es erübrigt uns noch, das Verhalten des ventralen Oblongatagebietes zum Kleinhirn, da es in dieser Gegend zu wichtigen Verbindungen kommt, so weit es nicht weiter oben schon erörtert wurde, zu besprechen. In dieser Beziehung spielt die kommissurale Kleinhirn-Hinterstrangbahn eine Hauptrolle. Sie tritt, wie wir wissen, als sehr geringes Längsbündel zuerst vor dem Glossopharyngeusursprunge auf und liegt dort gerade an der Stelle, wo die Querfaserung innerhalb des äußeren sensorischen Oblongatagebietes sich in eine obere und untere Portion theilt (Textfigg. 10, 16). Diese Lage stets einhaltend (Fig. 3 *cb*), zieht sie rostralwärts und nimmt an Mächtigkeit fortwährend zu, bis sie in der zweiten Trigeminusgegend das Zweifache ihrer früheren Weite erreicht (Fig. 4 *cb*). Dann gelangt sie (Fig. 33 *cb*) in die Gegend des ersten Trigeminus. Bezüglich ihrer Entstehungsweise wissen wir, dass sie sich sowohl in der Acustico-Facialisgegend wie denn auch in dem Bezirk des zweiten Trigeminus aus gekreuzten und ungekreuzten Fasern der Hinterstränge und möglicherweise auch direkt der Unterhörner (Figg. 42, 46), die durch die Querfaserung zu ihr gelangen, konstruirt. Schon in der hinteren Gegend des ersten Trigeminus zerfällt diese Bahn in zwei bis drei Bündel, die dann von unten nach vorn und oben in das Kleinhirn hinaufgelangen. Diese Aufwärtskrümmung lässt sich nicht nur an Weigert'schen und Golgi'schen Präparaten (Fig. 50 *cb*), sondern sogar an sagittal geführten Tinktionspräparaten und Querschnittserien gut verfolgen. An Weigert'schen Horizontalschnitten lässt sich feststellen, dass an der Stelle der Aufwärtsbiegung dieser

Längsbahn auch Faserbündel von rostralwärts durch die Querfaserung sich zu ihr gesellen (Fig. 33 *cb'*). An Golgi'schen Präparaten erkennt man ferner, dass diese Verstärkungsfasern ebenfalls aus der gleichseitigen (Fig. 50, *21*) oder anderseitigen Hälfte (*20*) der Hinterstränge herrühren, denen sich aber hier wenigstens auch Fasern aus der inneren Lateralbahn (*22*) der gleichen Seite zugesellen (*f'''*). Die kommissurale Kleinhirn-Hinterstrangbahn ist somit eine sekundäre Verbindung zwischen dem Kleinhirn und dem ventralen motorischen Gebiet der gleichseitigen und der anderseitigen Oblongatahälfte. Wie bei allen sekundären Bahnen des Centralnervensystems, so ist auch bezüglich dieser Bahn daran festzuhalten, dass dieselbe aus langen und sehr langen Netzfortsätzen von Ganglienzellen besteht, welche dann das Gebiet, in dem sie aus Zellen entspringen, mit einem anderen entlegenen Gebiete indirekt auf die Weise verbinden, dass sie sich in dem centralen Netz dieses anderen Gebietes auflösen[1]. Damit ist freilich nur im Allgemeinen gekennzeichnet worden, welcher Art die kommissurale Kleinhirn-Hinterstrangbahn der Oblongata sei. Die direkte Beobachtung hat über das specielle Verhalten dieser Bahn nur wenig Förderndes gebracht, macht es aber allerdings höchst wahrscheinlich, dass vielfach collaterale Netzäste motorischer Längsfasern in diese Bahn und mit ihr dann in das Kleinhirn gerathen und dort in dem centralen Nervennetz der Rinde oder möglicherweise auch der Körnerschicht sich verzweigen. Damit will ich aber nicht behaupten, dass diese Bahn nicht auch Fasern führt, die im Kleinhirn aus Ganglienzellen entspringen und sich dann im Nervennetz ventraler motorischer Centren, sei es zwischen den Längsbündeln (*10*) oder in jenem der grauen Substanz, auflösen. Es ist vielmehr höchst wahrscheinlich, dass beide dieser Faserarten in der kommissuralen Kleinhirn-Hinterstrangbahn neben einander verlaufen.

Wie es bereits erwähnt wurde, treten Verbindungsfasern in der Gegend des ersten Trigeminus auch zwischen Kleinhirn und der inneren Lateralbahn (Fig. 50, *22*) auf und diese werden wohl im gleichen Sinne zu deuten sein, wie die eigentlichen Fasern der oben genannten Bahn. Es sind gewisse Fasern, die aus dem Kleinhirn kommend in höheren (*k*, *k'*, *k''*) oder tiefer ventralwärts gelegenen (*g*, *g'*) motorischen Seitengebieten derselben Seitenhälfte zu Längs-

[1] Und nur in diesem Sinne ist die schlecht gewählte Bezeichnung »sekundäre« zu verstehen.

fasern werden und auch im obigen Sinne aufzufassen sind. Diese Fasern führen dann zu den bereits beschriebenen, zumeist lateralst gelegenen Faserbündeln (*h*) hinüber, die die ventralsten motorischen Gebiete der Oblongata (*j*, *j'*) derselben oder möglicherweise auch der entgegengesetzten Seitenhälfte mit dem Kleinhirn verbinden. Hauptsächlich diese Fasern sind es, die bei größerer Concentration (höhere Amnioten) zur Bildung des hinteren Bindearmes und der Brücke beitragen.

In der vordersten Gegend des ersten Trigeminus befindet sich im äußeren sensorischen Oblongatagebiet ein halbkranzförmig angeordnetes, nach medianwärts zu gebogenes Längsbündelsystem (*M*), welches aus dem Kleinhirn kommt und nach rostralwärts strebt und mit dem wir uns noch zu beschäftigen haben werden. Man sieht auf GOLGI'schen Präparaten öfters aus diesem Bündelsystem Fasern (*l*) in die nun einzige Lateralbahn übertreten oder lateralwärts gelangen und knieförmig sich nach außen in den Trigeminusstamm biegen (*m*, *d*, *d'*). Im ersten Falle gehören sie zu jenem oben erwähnten sekundären Bahnfasersystem, im letzteren Falle sind sie Wurzelfasern des Trigeminus, die beide Mal aus rostralwärtigen Kleinhirngebieten nach hinten gelangen und jenes halbkranzförmig angeordnete Fasersystem (*M*) mehr oder weniger kreuzen.

VAN WIJHE behauptet, dass der Ramus ophthalmicus profundus nur sekundär sich mit dem Trigeminus vereinigt hätte, denn ursprünglich sei er die dorsale Wurzel des ersten metameren Kopfnerven gewesen, dessen ventrale, ausschließlich motorische Wurzel der Oculomotorius sei. Abgesehen nun davon, dass auch der Oculomotorius ein Ganglion besitzt und darum nicht als eine ausschließlich ventrale Wurzel gelten kann, ist VAN WIJHE's Annahme auch darum unhaltbar, weil, wie weiter oben gezeigt wurde, der Ramus ophthalmicus profundus motorischen Ursprunges ist; folglich kann er also auch keine dorsale Wurzel selbst in dem Sinne VAN WIJHE's sein. Es ist dies nicht möglich, denn wie ich bei Erörterung der phyletischen Stellung des Abducens aus einander setzen werde, müsste der motorische Theil der sekundären dorsalen Wurzel im Sinne VAN WIJHE's ihren motorischen Antheil aus dem oberen motorischen Gebiete des metameren Centralorgans beziehen, was für den Ramus ophthalmicus nicht zutrifft. Jenes durch VAN WIJHE für den Ramus ophthalmicus profundus behauptete periphere Ganglion,

welches einem spinalen Ganglion entsprechen soll, bedarf jedenfalls der Nachprüfung. Ich habe, obgleich ich danach trachtete, ein solches bei dem adulten Scyllium nicht auffinden können. Aber auch zugegeben, es bestünde ein solches vergängliches Ganglion, so müsste dasselbe doch in ganz anderem Sinne gedeutet werden, denn der Ursprung des Ramus ophthalmicus profundus liegt viel zu weit caudalwärts inmitten des übrigen Trigeminusursprunges. Der Ramus ophthalmicus profundus gehört somit dem Trigeminus an.

Der erste Trigeminus von Salmo entspricht nicht ganz jenem des Scyllium. Dies geht daraus deutlich hervor, dass die gekniete Wurzel, die ja die intercerebrale Wurzel des Ramus ophthalmicus profundus ist, nicht im ersten wie bei Scyllium, sondern in dem zweiten Trigeminus sich befindet. Es ist dies wohl eine Stütze für jene von mir weiter oben geäußerte Ansicht, dass bei den Salmoniden und wohl auch anderen älteren Vertretern der Teleostier eine Rostralwärtsverschiebung vom Boden des chordalen Hirnes stattfand und dass damit auch ein großer Theil des ersten Trigeminus nach rostralwärts wanderte, während der R. ophthalmicus profundus, fixirt durch seinen gesonderten Austritt aus dem Cranium, zurückblieb und nun mit dem zweiten Trigeminus vom Centralorgan abgeht. Diese Vorwärtsrückung erfolgte größtentheils vom ersten Trigeminus und begann offenbar erst in dem Stamm der Knochenfische, denn bei Amia tritt nach Allis (2) der Ramus ophthalmicus profundus noch vom ersten Trigeminus ab.

Das Aufsplittern des zweiten Trigeminus bei Salmo in drei Wurzelportionen scheint mir nach dem Verhalten von Scyllium und in Anbetracht dessen, dass alle drei Wurzelportionen in dem Gasser'schen Ganglion sich vereinigen, von untergeordnetem Werth zu sein, und bloß das Verhalten der mittleren Wurzelportion ist in so fern von einigem phyletischen Werth, als uns darin die Vereinigung eines ventralen und eines dorsalen Wurzeltheiles nach Art der Spinalnerven noch vorliegt. Es ist dies aber gewiss noch kein Grund dafür, um dem Trigeminus eine Mehrwerthigkeit zu supponiren, besonders da wir es zur Zeit noch nicht wissen, in welchem Verhältnis die einzelnen Wurzelportionen zu den peripheren Ästen des Trigeminus stehen. Eine Frage, deren Beantwortung von einiger Wichtigkeit wäre. Außerdem sind auch die Ursprungsverhältnisse der beiden Trigemini dazu nicht angethan, in ihnen je einen metameren Nerv zu erblicken. Vielmehr ist die Annahme wohl begründet, dass der erste Trigeminus hauptsächlich einer ventralen und der zweite

einer dorsalen Wurzel entspricht. Dabei sind aber die Ursprungsverhältnisse selbst bei Scyllium nicht so unvermischt erhalten, um den einen oder anderen Trigeminus nur ausschließlich für eine ventrale und den zweiten für eine ausschließlich dorsale Wurzel erklären zu können. Die Verhältnisse bei Ganoiden und Knochenfischen sind dazu aber ungeeignet, um über den phyletischen Werth des Trigeminus zu entscheiden, und dieselben können jedes Mal nur mit Bezugnahme auf die diesbezüglichen Verhältnisse der Haie Verwerthung finden.

Anders sind die Verhältnisse des Acustico-Facialis, denn bei diesem, wohl im Beginne einheitlichen Nerven trennt sich in Folge des wohl umschriebenen dorsalen Innervationsgebietes (Gehörorgan) ein Theil der dorsalen oder sensorischen Wurzel, der seinen Ursprung aus dem äußeren sensorischen Oblongatagebiete hat, von dem anderen sensorischen Theil aus dem inneren sensorischen Oblongatagebiet als selbständiger Stamm ab, während der untere sensorische Wurzeltheil mit der ventralen motorischen Wurzel, der aus beiden motorischen Gebieten entspringt, einen anderen einheitlichen Stamm, den Facialis, vorstellt. Diesem Verhalten gegenüber ist jenes, wo die untere gemischte Wurzel, der Facialis nämlich, in einen dorsalen sensorischen und ventralen motorischen Theil zerfällt, als ein jüngeres aufzufassen.

Es kommt somit Gegenbaur's Auffassung von der Einheitlichkeit des Acustico-Facialis — welcher übrigens schon durch die ontogenetischen Befunde Balfour's und Milnes-Marshall's über die einheitliche Anlage dieses Nerven eine Stütze beigebracht wurde — gegenüber der älteren, welche in dem einheitlichen Nerven den Facialis für die motorische Portion hielt, oder gegenüber van Wijhe, nach welchem Autor die Portio facialis dem dritten und der Acusticus dem vierten Kopfsegmente angehören soll, vollständig zur Geltung.

E. Der Abducens.

Eine Polymerie wurde für den Abducens der Selachier behauptet durch Milnes-Marshall (58), und auch Goronowitsch (31) findet bei Acipenser jederseits zwei Abducentes. Rohon (76) giebt an, dass bei Selachiern der Abducens aus zwei, bisweilen sogar aus drei Wurzelportionen sich sammelt. Von diesem Autor erfahren wir bezüglich des Abducensursprunges nur so viel, dass »die Wurzelfasern des N. abducens bis in das Bodengrau der vierten Gehirnkammer verfolgt werden können, wobei sie auch mit der Zellsäule des Nach-

hirns in direkte Beziehung gestellt werden« (l. c. pag. 49). Mayser betrachtet den N. abducens als ventrale Wurzel zur Trigeminusgruppe gehörig. Bei den Cyprinoiden giebt es nach ihm jederseits zwei von einander getrennt abgehende Abducentes[1], denen auch je ein Kern entspricht. »Beide Kerne liegen im ventralen Dritttheil der Oblongatabasis in einiger Entfernung von der Raphe« und »bestehen aus je einer kleinen Zahl großer fortsatzreicher Ganglienzellen vom Charakter der motorischen«. Der hintere Kern liegt annähernd in der Frontalebene der dorsalen Kniewurzel (sensorische Wurzel des Facialis + sensorisches Wurzelbündel aus dem inneren sensorischen Gebiete des zweiten Trigeminus, mihi), der vordere »in der Umbeugungsfrontalebene der ventralen Kniewurzel (feinfaseriges motorisches Wurzelbündel des zweiten Trigeminus, mihi).

Bei der Forelle finde ich zwei hinter einander gelegene Abducenskerne; der hintere liegt ganz in der Gegend des hinteren Wurzelbündels vom zweiten Trigeminus. Nach hinten hört er vor der Acustico-Facialisgegend auf, rostralwärts zu erstreckt er sich bis in die Gegend der Riesenzellen. Der vordere Kern liegt ausschließlich im Bereiche des ersten Trigeminus, doch hört er etwas vor dem Abgang desselben auf. Beide sind ventralwärts, entsprechend ihrer Lage durch eine zellenlose oder doch höchst zellenarme Stelle, von einander getrennt. Den vorderen Kern verlässt der Abducens mit einer äußeren Wurzel, die beiläufig zweimal so kräftig ist, wie die zwei anderen Wurzeln, die aus dem hinteren Kern entspringen. Die beiden hinteren Wurzeln vereinigen sich sofort nach ihrem Austritt mit einander zu einem einheitlichen Stamm, warum äußerlich in den meisten Fällen überhaupt nur zwei äußere Wurzeln, je eine aus jedem Kern, zu erkennen sind. Die vordere Wurzel tritt dann zu dem einheitlichen Stamm aus dem hinteren Kern, und so bildet der Abducens einen Stamm noch innerhalb des Craniums (Fig. 1 mit roth). Ob es bei der Forelle auch Fälle giebt, in denen die vordere äußere Wurzel mit dem Stamm der beiden hinteren sich intercranial nicht vereinigt und es dann, wie es für andere Formen mehrfach angegeben wird, zwei Abducentes auf jeder Seite giebt, glaube ich nicht, wenigstens ist mir so was nicht begegnet. Die drei äußeren Wurzeln treten nicht in der-

[1] Dem gegenüber möchte ich bemerken, dass diese Verhältnisse wenigstens bei Cyprinus carpio sich nicht so verhalten wie dies Mayser angiebt und zeichnet. Der Abducens geht hier als einheitlicher, sehr weit lateralwärts verschobener Stamm (39, Fig. 9 *abd*) ab, theilt sich aber alsbald in zwei Äste.

selben Längsreihe aus dem Centralorgane. Die hinterste Wurzel (Fig. 4 *VI*) liegt, und mit ihr auch der Kern (*VI.k*), der medialen Sagittalebene der Oblongata mehr genähert als die mittlere (Fig. 7 *VI b*), die gleich der ersten Wurzel mehr nach lateralwärts verschoben ist. Diese Lage habe ich auf Fig. 4 angegeben (*VI a*). Übrigens giebt es Individuen, bei denen auch die letzte Wurzel eine mehr laterale Lage (*VI e*) einnimmt. Mit der lateralen Lage nimmt dann wie gesagt auch der vordere Kern oder der vordere Theil des hinteren eine etwas nach lateralwärts verschobene Lage ein.

Was ihr Verhalten in der Querebene, ihre feineren histologischen Verhältnisse und die Zahl der sie zusammensetzenden Ganglienzellen betrifft, so sind beide Kerne einander völlig gleich. Sie bilden keine von dem Unterhorne isolirten Zellgruppen, sondern jenes geht ohne jedwede Unterbrechung in die Kerne über (Fig. 4)[1], und somit sind die Abducenskerne nichts Anderes, als je eine nach unten und lateralwärts verschobene Zellgruppe der Unterhornzellsäule. Die Zugehörigkeit dieser Kerne zu den Unterhörnern gelangt noch intensiver zum Ausdruck durch das Verhalten eines Theiles der Wurzelfasern, denn diese reichen in Form eines vertikalen oder von lateralwärts nach innen und oben biegenden Bündels bis in das Unterhorn hinauf (*VI*). Diesem Bündel, das aus dem Unterhorne im engeren Sinne stammt, gesellen sich dann ventralwärts und ventro-lateralwärts die Wurzelfasern aus den Abducenskernen an. Die Untersuchung Golgi'scher Präparate ergab, dass die Wurzelfasern sowohl aus dem Unterhorn als auch aus den Abducenskernen im engeren Sinne auf folgende Weise erfolgt. Erstens sind es Ganglienzellen derselben Oblongatahälfte, und zweitens solche aus der entgegengesetzten Seitenhälfte, die ihre Achsencylinder in die Wurzelbündel entsenden, ohne dass sich die gekreuzten während ihres Querverlaufes in Bündel gruppiren würden. Letztere Fasern durchsetzen die feinfaserige untere Hälfte der Hinterstränge. Bezüglich der Netzfortsätze wäre nur an die bereits geschilderten Verhältnisse in den Unterhörnern zu erinnern. Außerdem gelangen Wurzelfasern, sowohl gekreuzte als auch ungekreuzte, aus dem unterhalb der Querfaserung (*ivds*) gelegenen ganzen Hinterstrange in die Abducenswurzel, doch ist die Zahl dieser Fasern im Verhältnis zu jenen, die aus der ventro-lateralen

[1] Bezüglich des Zusammenhanges der hinter einander liegenden Kerne kann nur das Eine gelten, was für den Zusammenhang der einzelnen Theile des Kernes in der Querebene gilt und was ich bezüglich des Rückenmarkes seiner Zeit ausführlich dargelegt habe (40).

Längsbahn (*vll*) in den Abducens gelangen, gering. Von caudalwärts und von rostralwärts her zieht eine große Zahl von Wurzelfasern aus dieser Bahn in die Abducentes, und es scheint fast, als wenn die ventro-laterale Längsbahn ausschließlich als auf- und absteigende Wurzel diesem Nerven angehören würde. Es lassen sich ab- (Fig. 10 *vll'*) und aufsteigende Theile von ihr bis in die Trochlearisgegend verfolgen.

Die Herkunft dieses Bündelpaares kennen wir bereits; es zieht zum Theil als Fortsetzung der ventro-lateralen Abschnitte des Rückenmarkes von dort hierher und wird in der Medulla durch Achsencylinder aus Unterhornzellen und Elementen des eingeschobenen Kernes verstärkt. Auf diese Weise nimmt dann auch der eingeschobene Kern an dem Abducensursprunge theil. Andere Fasern gelangen in den Abducenskern als Fibrae arcuatae (Fig. 50 *h*, *h*) direkt aus dem Kleinhirn, ob diese jedoch in die Abducenswurzel gelangen oder bloße sekundäre Bahnen vorstellen, die in Form von langen Netzfortsätzen von Kleinhirnzellen sich in dem Abducenskern verästeln oder auch vielfach collaterale Netzäste von Abducenswurzelfasern sind, die, in das Kleinhirn gelangend, sich in der schon bekannten Weise in dessen Rinde verzweigen, ist eine Frage, deren Beantwortung ich zukünftigen Untersuchern anheimstellen muss.

Der Abducensursprung erfolgt somit hauptsächlich aus dem ventralen motorischen Gebiet und beide Kerne liegen innerhalb des Trigeminusbezirkes, der vordere in jenem des ersten und der hintere in dem des zweiten Trigeminus.

Der phyletische Werth dieser Thatsache wird durch die Verhältnisse des Abducensursprunges bei Scyllium einigermaßen beeinträchtigt. Man findet zwar durchgehends bei Selachiern zwei äußere Abducenswurzeln, die sich aber gleich nach ihrem Abgange aus der Oblongata mit einander zu einem Stamm vereinigen. Wie hinlänglich bekannt ist, verlässt auf diese Weise der Abducens sehr weit hinten zwischen Acusticus und Vagusgruppe, doch ersteren genähert, die Oblongata (Fig. 51 *VI*). An der Abgangsstelle finden sich auch zwei innere Wurzeln, die, ähnlich wie bei den Teleostiern, weit in die Unterhörner hinaufreichen, nicht weit aus einander liegen und aus je zwei hinter einander, doch fest an einander gelagerten Bündeln bestehen. Eigentliche Abducenskerne, die als solche sich aus den Unterhörnern herausdifferenzirt hätten wie bei Salmo, giebt es nicht, sondern die Bündel entspringen aus den Unterhörnern, wobei diese keinerlei Verdickungen aufweisen, sondern sich so verhalten, wie

sonstwo an einer indifferenten Stelle. Auf diese Weise wird auch der Bezirk des ersten Wurzelbündelpaares jenem des zweiten gegenüber nicht markirt. Diesem Verhalten des Ursprungsgebietes mag wohl ein primärer Zustand zu Grunde liegen.

Es sind zwei Fragen, die bezüglich des Abducens von Wichtigkeit sind; die eine bezieht sich auf sein phyletisches Verhalten zu anderen Nerven, die andere auf seine eventuelle Polymerie. Was zuvörderst die erste Frage betrifft, so wurde bereits in der geschichtlichen Einleitung mitgetheilt, dass GEGENBAUR zuerst den Abducens als einen ventralen Ast des Trigeminus gedeutet, doch von dieser Ansicht Abstand nahm, nachdem durch MILNES-MARSHALL nachgewiesen wurde, dass der Abducens der Selachier zu dem dritten Kopfsomit gehört. Durch die Aufdeckung der ontogenetischen Verhältnisse ist also der Nachweis dafür erbracht, dass der Abducens einem posttrigeminalen Gebiet angehört. Nach VAN WIJHE soll, wie schon erwähnt wurde, der Acustico-Facialis bloß dorsale Wurzeln zweier metamerer Nerven vorstellen, und zwar der Ramus facialis den des dritten und der übrige Theil des Facialis mit dem Acusticus den des vierten Somites. Dabei wäre ja nach VAN WIJHE jede dorsale Wurzel nicht bloß sensitiv, sondern auch motorisch, würde aber bloß die aus den Seitenplatten hervorgegangenen Muskeln innerviren. Zur Kompletirung dieser beiden metameren dorsalen Wurzeln würden dann noch zwei ventrale, rein motorische Wurzeln erforderlich sein, die nach VAN WIJHE ausschließlich aus den Kopfsomiten hervorgegangene Muskeln zu innerviren hätten. Die ventrale Wurzel wäre für die dorsale Wurzel des dritten Somiten im Abducens erhalten, würde aber dem des vierten Somiten rückgebildet sein.

Den Beweis dafür, dass der Acustico-Facialis zweiwerthig sei, hat VAN WIJHE meines Erachtens nach nicht erbracht, seinen und BEARD's Angaben gegenüber stehen jene BALFOUR's und MILNES-MARSHALL's, die für die einheitliche Anlage desselben sprechen. Für die specielle Frage nach der Zugehörigkeit des Abducens als ventrale Wurzel zu dem Acustico-Facialis als dorsale Wurzel ist die Frage nach der Ein- oder Mehrwerthigkeit des letzteren von geringerer Wichtigkeit, obgleich sie auch nach den inneren Verhältnissen der Oblongata kritisch zu betrachten ist. Uns interessirt zunächst die Frage nach der Zugehörigkeit des Abducens zu dem Acustico-Facialis und darum haben wir VAN WIJHE's Annahme kritisch zu diskutiren. Gegen jene Behauptung, dass ursprünglich die dorsale Wurzel

auch motorische Elemente führte, welche dann die Muskulatur aus den Seitenplatten zu versorgen hätten, wäre kaum etwas einzuwenden, vorausgesetzt es würde zugegeben, dass eine aus dem mittleren Gebiet des Centralorgans, also aus dem oberen motorischen Gebiet, entstammende mittlere Wurzel mit der dorsalen, ursprünglich rein sensorischen Wurzel zu VAN WIJHE's dorsaler, sagen wir sekundär dorsaler Wurzel sich vereinigte. Wenn wir annehmen, dass VAN WIJHE's Durchführung bezüglich der motorischen Innervirung richtig sei, so müssen wir auch zugeben, dass nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens über den metameren Nervenursprung die drei Innervirungsgebiete, nämlich das sensorische, das seitenpattliche und das somitär-motorische auch mit den drei inneren Bezirken des metameren Centralnervensystems in der Querebene kongruent sind, d. h. sie beziehen ihre Innervirungsfasern je aus einem dieser centralen Gebiete. Dann wären, wie ich darauf auch in dieser Arbeit schon hingewiesen habe, entsprechend diesen drei centralen und, setzen wir jetzt hinzu, peripheren Gebieten ursprünglich auch drei äußere über einander gelagerte, von einander äußerlich völlig getrennte Nerven vorhanden gewesen. Es hätte dann nach VAN WIJHE die obere motorische Wurzel mit der primär dorsalen rein sensorischen zu einer sekundären dorsalen Wurzel gemischter Natur sich vereinigen müssen, während in manchen Fällen es nicht zu einer Vereinigung mit der ventralen motorischen Wurzel gekommen wäre. Diesen Zustand würden wir nach VAN WIJHE in dem Acustico-Facialis (abgesehen von seiner angeblichen Mehrwerthigkeit) und dem Abducens noch vor uns haben.

Ist dem aber so, dann müsste der Abducens nur Fasern aus den Unterhörnern führen, und dies ist, wie weiter oben gezeigt wurde, thatsächlich der Fall. Es müsste aber auch der Acustico-Facialis seine Wurzelfasern ausschließlich aus dem dorsalen sensorischen und dem oberen motorischen Gebiete beziehen. Dies ist aber nicht der Fall, da ja die motorische Wurzelportion sowohl aus dem oberen als auch aus dem unteren motorischen Gebiet Wurzelfasern erhält. Und hierin liegt eben meiner Ansicht nach der wunde Punkt in VAN WIJHE's Annahme, und wird zur Zeit nicht möglich den Abducens als untere Wurzel dem Acustico-Facialis beizuzählen, der, abgesehen von BALFOUR's und MILNES-MARSHALL's Beobachtung einer einheitlichen Anlage, alle Erfordernisse für einen kompleten metameren Kopfnerven aufweist. Es bliebe dann nur noch eins übrig, was zu Gunsten der VAN WIJHE'schen Hypothese spricht, und das wäre der

Umstand, dass der Abducens auch dem dritten Kopfsomit angehört. Wer bürgt aber dafür, dass das dritte Kopfsomit ein palingenetisches und kein cänogenetisches sei? Dann freilich würde die Sache anders aussehen, besonders wenn wir in Betracht ziehen, dass bei den adulten Haien der Ursprung des Abducens hinter dem Acustico-Facialisursprung liegt. Ferner kennen wir auch keinen metameren Kopfnerven, mit Ausnahme der Postvagalnerven, der, das Centralorgan nach Art der motorischen Spinalwurzeln ventralwärts verlassend, fast ausschließlich aus dem Unterhorn entspringen würde und kein spinales Ganglion besäße, außer dem Abducens. Dieser Umstand, ferner die postacustico-faciale Lage bei den adulten Haien, sowie eine gleich zu erwähnende Thatsache legen es nahe, dem Abducens eine selbständige Stellung vor der Vagusgruppe einzuräumen. Er könnte ein metamerer Nerv sein, der in Anbetracht seines streng begrenzten Innervationsgebietes seinen oberen motorischen und sensorischen Wurzeltheil eingebüßt hat, für welche Möglichkeit wir ja ein belangreiches Beispiel in den Postvagalnerven besitzen. Sollte sich dies völlig bewahrheiten, dann wäre der Abducens nicht das vierte, sondern das eigentlich achte Hirnnervenpaar.

Die ventralwärts verschobene Lage des Abducens, dessen Austrittsöffnung bereits bei den Notidaniden in Folge der großen Vorwärtsverschiebung seines Innervirungsgebietes gleichzeitig mit der Ausbildung eines sekundären Gebietes, nämlich der Orbita erfolgte, vollzieht sich so zu sagen vor unseren Augen bei Salmo, wo nun die Abducenskerne in dem ursprünglich ihnen fremden centralen Gebiet der Trigemini liegen. Darum würde die oben ausgesprochene Ansicht noch nicht gefährdet sein.

Eine zweite Frage ist jene nach der Polymerie des Abducens. Hierfür und hiergegen sind, wie angeführt wurde, Stimmen laut geworden. Ich gestehe zu, dass die Verhältnisse, wie ich sie weiter oben für Salmo aus einander setzte, Manches für eine Polymerie des Nerven hätten, und es wird einstweilen unerklärlich bleiben, warum bei Salmo eine solche Abgliederung des Abducenskernes in zwei hinter einander liegende Theile erfolgt ist.

F. Trochlearis.

Nach Fritsch (24, pag. 73) besitzt der Trochlearis der Knochenfische im Gegensatz zu jenem der Säugethiere kein von dem Oculo-

motoriuskern gesondertes Centrum, sondern entspringt ebenfalls aus diesem Kern. Nach dem Ursprung soll eine totale Kreuzung der beiden inneren Trochleariswurzeln erfolgen. Zwar sollen »an der Stelle, wo der N. trochlearis die Masse des Hirnsackes verlässt«, vereinzelte große Ganglienzellen, »deren Achsencylinderfortsätze sich dem Stamm anschließen, vorkommen« und so einen ungekreuzten Ursprung darstellen, doch »ist ihre Zugehörigkeit zum Trochlearis mehr als zweifelhaft«. Es sollen vielmehr, wenn ich Fritsch recht verstehe, diese Zellen und Fasern dem Trigeminus angehören (l. c. pag. 74). Gleich Fritsch findet auch Mayser (61, pag. 355) eine totale Durchkreuzung der Trochleariswurzeln, doch ist nach ihm der Trochleariskern getrennt von jenem des Oculomotorius. Ersterer ist ein rundliches, »dicht unter dem Aquaeductus liegendes Zellennest«; zwischen ihm und dem Oculomotoriuskern »schiebt sich eine zungenförmige Fortsetzung des Übergangsganglion (Mayser) ein«. Es sollen die Zellen des Oculomotoriuskernes »durch die Größe und die rundliche Form« von jenen des Trochlearis sich unterscheiden. Rohon (76, pag. 40) giebt zwar für die Selachier einen getrennten Ursprung des Trochlearis vom Oculomotorius an, doch lässt sich aus seiner Beschreibung nicht entnehmen, was er unter dem Trochleariskern versteht. Bezüglich der Durchkreuzung der Trochleariswurzeln blieb Rohon im Unklaren.

Die Topographie jener Gegend, in welcher der Trochlearis das Centralorgan verlässt (Fig. 10), hat sich bei der Forelle in folgender Weise verändert. Die innere Lateralbahn vereinigt sich mit dem geringen Überrest der äußeren Lateralbahn, der sich noch von der Trigeminusgegend her erhalten hat, zu einem kompakten Bündelsystem (*ill*); der Hinterstrang (*fp*) hat an Umfang auch abgenommen. Diese Abnahme beider Längsbahnen ist zum größten Theil auf die Abgabe von Wurzelfasern an dem ersten Trigeminus zurückzuführen. Auch das Unterhorn weist Veränderungen auf, denn jetzt besitzt es eine sehr große Zahl kleiner, spindelförmig gestalteter Elemente (Fig. 54 *ulr*), welche den ventralen Theil des Unterhornes einnehmen (Fig. 10), doch in geringer Zahl auch weiter hinaufreichen. Die großen motorischen Zellen werden in der Trochlearisgegend immer seltener; sie nehmen im Unterhorn eine dorsale Lage ein. Oberhalb der Lateralbahn befindet sich noch immer das vorderste Ende des eingeschobenen vorderen Trigeminuskernes (*mk''*), das, wie bereits erwähnt wurde, einem nach caudalwärts ziehenden, lateralst gelegenen Trigeminuswurzelbündel (Fig. 10 *V''*) zum Ursprung dient.

Diesem Ende des genannten Kernes schließt sich dorsalwärts eine etwas kleinzellige Zellgruppe (*IV.mk''*) an, die zuerst nach innen von dem bereits erwähnten halbkranzförmigen Bündelsystem liegt, dorsalwärts aber, an der Grenze zwischen Oblongata und dem Kleinhirn, über dieses Bündelsystem zu liegen kommt. An dieser Stelle der Trochlearisgegend ist somit der kontinuirliche Zusammenhang dieses Kernes mit dem rostralwärtigen Ende des oberen motorischen Trigeminuskernes sehr deutlich vorhanden, und es ist darum klar, dass jener Kern eine etwas nach dorsalwärts zu verschobene Fortsetzung des oberen motorischen Kerngebietes der Oblongata ist. Er möge der innere Trochleariskern heißen.

Noch weiter rostralwärts treffen wir in der Trochlearisgegend auf einen anderen, eigenartig gestalteten Kern des Trochlearis, der als solcher bereits von Mayser für die Teleostier beschrieben ward. In der hinteren Trochlearisgegend ist dieser Kern ein in der Querebene bohnenförmig gestaltetes centrales Gebilde (Fig. 54 *IV.mk'''*) mit nach medianwärts gekehrter konkaver Seite. Die Gestalt ändert sich in der vorderen Trochlearisgegend in so fern, als dort die konkave Seite sich lateralwärts befindet (Fig. 11 *IV.mk'''*). Abgesehen von diesen Einbuchtungen, hat dieser Kern eine mehr oder weniger runde Form und möge darum als der runde Trochleariskern bezeichnet werden.

Wenn man die Lobi optici von oben eröffnet (Fig. 2 *a*), so sind die Valvula cerebelli und die ihr anliegenden Theile gut zu übersehen. Man erhält dann ein Bild, das bereits Gotsche (37) richtig dargestellt hat. Median liegt die unpaare Valvula cerebelli (*vc*, *vc'*), neben dieser jederseits ein etwas bohnenförmig nach innen zu gekrümmtes Gebilde (*p*), der Torus semicircularis A. v. Haller's (38), und zwischen diesem und der Valvula eingeschoben, eine mehr oder weniger rundliche Erhabenheit (*p'*), die ich in Ermangelung eines bisherigen Namens ihrem wahren Wesen nach den oberen motorischen Oculomotoriuskern nennen möchte. Er stößt nach hinten sowohl an den Torus als auch an die Valvula fest an und erscheint somit zwischen dieselben wie eingekeilt. Vorn reicht er nicht bis zum vorderen Ende der Valvula, noch zu jenem des Torus[1]. Dieser

[1] Nur bei sehr alten Thieren sind der Torus und das Zwischenganglion so erhaben, wie es die Abbildung zeigt, die nach dem Hirn einer sehr großen Regenbogenforelle entworfen wurde; bei jüngeren Thieren ist das Relief weniger erhaben.

Oculomotoriuskern als Erhabenheit reicht nicht bis in die Trochlearisgegend, und bloß seine hintersten Zellen (Fig. 54 *III.mk'*) berühren von dorsalwärts und vorn das runde Trochlearisganglion.

Bekanntlich liegt die Kreuzung der Trochleariswurzeln weit vor dem Abgange des Nerven aus dem Centralorgan (Fig. 10) eng verwachsen mit der ventralen Seite der Valvula cerebelli (Fig. 41 *IV.com*) zwischen der hinteren Oculomotoriusgegend und der eigentlichen Trochlearisgegend (Figg. 12, 13 *IV.com*). An der Kreuzungsstelle fehlen bereits die beiden Trochleariskerne (vgl. Fig. 28 mit Fig. 29). Die Trochleariskreuzung (Figg. 41, 55 *IV.com'*) ist von der cerebellaren Trigeminuskreuzung (*V.com'*) an der ventralen Seite der Valvula cerebelli durch eine Körnchenschicht (*ks*) getrennt. Von da an zieht dann der Trochlearis stets in der ventralen Kleinhirnmasse gelegen (Fig. 10) etwas bogenförmig gekrümmt nach hinten und ventralwärts (Fig. 28 *IV*) und erreicht in dieser Weise die Stelle, von wo er das Centralorgan verlässt. Beide Trochleariskerne liegen somit hinter der jederseitigen halbbogenförmig gekrümmten Trochleariswurzel.

Der runde Trochleariskern (Fig. 54 *IV.mk'''*) besitzt einen eigenartigen Bau, der im Wesentlichen darin besteht, dass die Ganglienzellen einen, wie bereits erwähnt, annähernd kugelrunden, von einem zierlichen Netz gebildeten Kerntheil in Form einer corticalen Schicht allseits umgeben. Die mediane Seite des runden Kernes wird durch eine sehr charakteristisch einschichtige Zellenlage gebildet, deren Elemente mit ihren zugespitzten Enden in den Kern hineinreichen. Dorsalwärts stößt diese Zellschicht auf eine Gruppe von Zellen (Fig. 54), die zwar die dorsalste Seite des runden Kernes bildet, nach unten zu aber in Folge ihrer Mehrschichtigkeit in den inneren Theil des Kernes hineinragt. Diese Zellgruppe zieht dann bandförmig entlang des ganzen Kernes von innen und hinten nach vorn und etwas nach außen (Fig. 29). Nach außen und zum Theil auch nach rostralwärts wird der runde Trochleariskern durch eine sehr kleinzellige und durchgehends einschichtige Zellrinde begrenzt, deren Elemente nur zum Theil Ganglienzellen, zum Theil aber Neurogliazellen sind. Ventralwärts geht sowohl die mediane als auch die laterale Zellrinde kontinuirlich in einander über, doch da der runde Kern hier auf den inneren Trochleariskern stößt, so vermengen sich die Zellen beider Kerne unter einander, wodurch die corticale Anordnung völlig gestört wird. Besonders an dieser Stelle gelangen manche Ganglienzellen tief in das Innere des runden Kernes.

Ein ähnliches Verhalten wie ventralwärts bei der Berührung

des runden Trochleariskernes durch den inneren Trochleariskern findet auch dorsalwärts in der mehrschichtigen Zellenlage bei der Berührung mit den Zellen des oberen motorischen Oculomotoriuskernes statt, und es findet auch hier (Figg. 54, 55 *p*) eine Vermengung der beiden Zellgruppen statt. An gleicher Stelle ist auch eine nähere Anlagerung der Zellschicht des runden Kernes an die Zellen des Torus (Fig. 55 *w*) und jenen des Lobus opticus (*q*, *q'*) vorhanden, ohne dass es jedoch zu einer Vermengung käme.

Was nun die Ursprungsverhältnisse des Trochlearis betrifft, so habe ich mit Hilfe der Silberimprägnation Folgendes feststellen können. Die Trochleariskreuzung besteht bei der Forelle ausschließlich aus breiten, marklosen, mit Karmin sehr intensiv imbibirten Fasern, und ein kommissuraler Theil, der aus feinen blassen Fasern bestehen würde, wie dies Fritsch für andere Teleostier angiebt, kommt hier nicht vor. Diese breiten Fasern lassen sich, obgleich ich zur Schwärzung stets Larven mit Dottersack oder Jährlingsforellen verwandte, auf weite Strecken nicht schwärzen und darum bin ich in einem Punkte im Unklaren geblieben. Man findet nämlich in der dorsalen mehrschichtigen Zelllage des runden Trochleariskernes vielfach Zellen geschwärzt, die (Fig. 55, *4*, *5*) ihre zuvor sehr feinen, dann bald aber sich verdickenden Fortsätze in die Trochleariswurzel entsenden, diese Fasern aber nicht peripherwärts ziehen, sondern der Kreuzungsstelle zustreben und, wie es ausnahmsweise zur Beobachtung gelangt, sogar die mediale Grenze zwischen den beiden Seitenhälften des Hirnes überschreiten, also zu einer wahren Kreuzungsfaser werden. Es ist mir nun aus dem bereits angegebenen Grunde nicht gelungen, zu ermitteln, ob diese gekreuzten Fasern auf der anderen Seite auch wirklich zu peripheren Trochlearisfasern werden. Diese Frage lasse ich somit unentschieden, nach dem Verhalten der bisher betrachteten metameren Cranialnerven neige ich mich jedoch zu der Annahme hin, dass manche dieser medianwärts gerichteten Fasern, unbeschadet ihres gekreuzten oder ungekreuzten Verhaltens, in die anliegende Kleinhirnrinde (*kr*) gelangen und sich dort verästeln.

Jene Zellen, welche die oben genannten Fasern entsenden, besitzen außer diesem Fortsatz noch mehrere feinere Netzfortsätze, die sich sämmtlich in der nächsten Nähe ihrer Zellkörper im Nervennetze des runden Kernes oder doch in dessen allernächster Nähe auflösen. Manche von diesen Zellen (*l*) entsenden einen ihrer Fort-

sätze, wohl den Achsencylinder, in ein feinfaseriges Längsbündel (*p's*), über welches weiter unten noch berichtet werden soll.

Ein großer Theil der Trochleariskreuzung besteht aus Fasern, die aus Purkinje'schen Zellen der Kleinhirnrinde derselben (Fig. 55 roth) oder der entgegengesetzten Seitenhälfte (blau) herstammen, und somit entsendet das Kleinhirn gerade so, wie dies besonders für den Trigeminus gezeigt wurde, gekreuzte und ungekreuzte Wurzelfasern in den Trochlearisstamm.

Ungekreuzte Achsenfasern gerathen sowohl aus den Zellen des runden als auch aus solchen des inneren Trochleariskernes in den Trochlearisstamm. Aus derselben Zellgruppe des runden Kernes, aus der jene Fasern in das Kleinhirn gelangen, gelangen Achsencylinder (Fig. 54, *2*) direkt in den Trochlearisstamm, biegen dann plötzlich peripherwärts um und werden zu Wurzelfasern des gleichseitigen Trochlearis. Auch diese Zellen besitzen sehr kurze Netzfortsätze, die ihre Endverästelung in dem runden Kerne erreichen. Nur sehr selten konnte ich solche Zellen aus der inneren Zellschicht schwärzen, die ihren Achsencylinder in den Trochlearis entsandt hätten. Diese Zellen sind, wie ich schon erwähnt habe, birnförmig, mit nach dem Kerninneren gerichtetem spitzen Ende. Dieses Ende (Fig. 54, *3*) ist ein verhältnismäßig dicker Netzfortsatz, der sich in dem centralen Netz des runden Kernes auflöst. Ein anderer Fortsatz gelangt von dem entgegengesetzten Ende der Zelle aus in das bereits erwähnte Längsbündelsystem (*p's*) zwischen Kleinhirn, Oblongata und dem Torus, beziehungsweise dem oberen motorischen Oculomotoriuskern, und hat somit mit dem Ursprung des Trochlearis nichts zu thun.

Aus dem inneren Kern (*IV.mk'*) des Trochlearis gelangen, besonders von den der Trochleariswurzel zunächst gelegenen Elementen (*1*), Achsencylinder in den Trochlearis derselben Seite, die gleich den oben beschriebenen Wurzelfasern bei ihrem Ursprung sehr fein sind, dann aber in der Trochleariswurzel sich so verdicken, dass ihre Breite nicht im Verhältnis zu ihren kleinen Ursprungszellen steht.

Es ist mir nicht gelungen, gekreuzte Achsencylinder aus einem der beiden Trochleariskerne zu schwärzen, die durch die Querfaserung hindurch als Achsencylinder in den anderseitigen Trochlearis gelangt wären. Dafür passirten die Querfaserung (*ivds*) oft Netzfortsätze aus Zellen des inneren Trochleariskernes (*4*), die bis in denselben Kern der anderseitigen Hälfte verfolgbar waren, wo angelangt, sie sich verästeln. Außerdem sah ich auch eine große Zahl von Fasern die Querfaserung durchsetzend in den inneren (*5*) oder den

runden Trochleariskern gelangen (*5'*), deren Ursprung nicht festgestellt werden konnte. Diese Fasern verästeln sich dann entweder im inneren oder dem runden Kern.

Viele gekreuzte und ungekreuzte Fasern aus dem Hinterstrange (*fp*) gerathen, sich an der Ecke der Sylvi'schen Wasserleitung nach oben wendend, in die cerebrale Trigeminuskommissur (*V.com'*) und haben somit mit dem Trochlearisursprung nichts zu schaffen. Eben so wie in der mittleren und hinteren Trochlearisgegend der Trigeminus interessirt ist, gelangen aber, wie wir dies bereits aus der hinteren Trochlearisgegend wissen (Fig. 10), auch aus der mittleren Gegend des Trochlearis Wurzelfasern aus dem oberen motorischen Gebiet in den Trigeminus. Es sind dies mehr ventralwärts gelegene kleine Zellen des inneren Trochleariskernes (Fig. 54, *6*, *7*), die ihren Achsencylinder nach lateralwärts entsenden und zu Trigeminusfasern werden lassen.

Der Lobus opticus tritt in Beziehung mit dem runden Trochleariskern. Sowohl horizontale als auch Querschnitte belehren uns hierüber. Man erkennt bereits an Tinktionspräparaten (Fig. 11), dass die Opticus-Kranzfasern (*o.kf.*) lateralwärts vom Torus (*p*) sich theilen und dass, während das Hauptbündel als Opticus-Oblongataverbindungsbahn (*amb*) ventralwärts strebt, um dann, an der ventralen Seite der Oblongata angelangt, nach caudalwärts zu biegen (Figg. 9, 10 *amb*), ein anderer geringerer Theil der Kranzfasern in Form einzelner, von einander abgegrenzter Bündel nach medianwärts biegt. Diese einzelnen Bündel (Fig. 11 *amb'*, besonders rechts) gelangen unter dem Torus bis zu dem runden Trochleariskern (*IV.mk'''*) und versenken sich zum größten Theil in denselben. Golgi'sche Präparate lassen erkennen, dass diese Fasern (Figg. 54, 55 *amb'*), so weit sie in den runden Trochleariskern eindringen (Fig. 54, *9*; Fig. 55, *3*), sich in dem feinen Netz desselben auflösen und auf diese Weise den Lobus opticus derselben Seitenhälfte in direkte Beziehung mit dem Trochlearis bringen. Es sind diese Fasern sehr lange Netzfortsätze von Ganglienzellen aus dem Lobus opticus derselben Seite; derartige Verbindungen zwischen zwei Centren möchte ich als Verbindungsbahnen bezeichnen. Solche Fasern lassen selbstverständlich auf lange Strecken hin sich nicht gut imprägniren, doch gelingt es manchmal, eine solche Faser mit einer Ganglienzelle des Lobus in Zusammenhang zu schwärzen. Besonders ist es eine eingeschobene Zellgruppe aus dem Lobus opticus, die unterhalb des Torus liegt (Fig. 55 *q*, *q'*) und deren Zusammengehörigkeit zu den Lobuszellen

nachweisbar ist. Sie liegt dem runden Trochleariskern benachbart, und darum senden ihre Elemente nur kurze Netzfortsätze (2) in diesen Kern. Andere ihrer Netzfortsätze verästeln sich in dem noch dem Opticus zuzurechnenden lateralen Gebiet. Durch das Verhalten dieser Zellen gewinnen wir somit einen Einblick auch in das Verhalten jener langen Fasern des Lobus opticus.

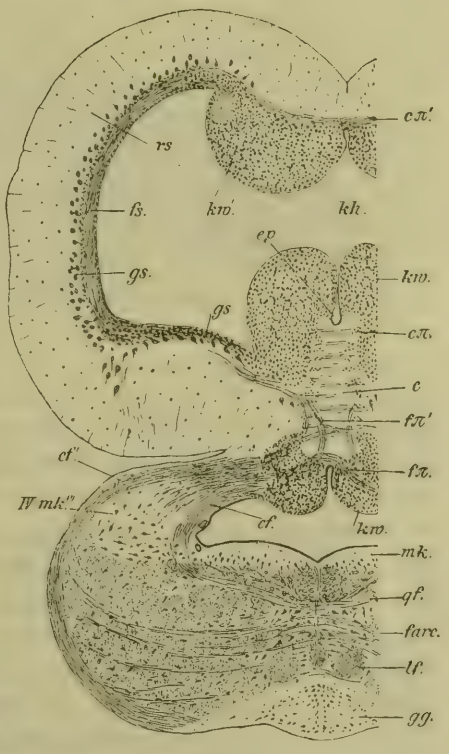
So wie die Verhältnisse uns vorliegen, ist nur für den gleichseitigen Lobus opticus ein Zusammenhang mit dem runden Trochleariscentrum erwiesen, warum aber selbstverständlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass auch der anderseitige Lobus diesen Konnex mit dem gegenseitigen Trochleariskern in ganz gleicher Weise eingeht. Hierfür würde ja unter Anderem auch der Umstand verwerthbar sein, dass zwischen den Lobi optici bekanntlich eine dorsale Querfaserung (Figg. 11—13 und 19—23 *c.lo.s*) besteht, die ja auch für diese Kreuzungsbahn als Weg dienen könnte. Es wäre aber auch möglich, dass die ventrale Opticuskommissur, oder die Commissura ansulata früherer Autoren (Fig. 19 *c.lo.i*), vor dem Trochlearisursprung solche Kreuzungsfasern auf die anderseitige Hirnhälfte hinüberbefördert, doch müssten dann diese gekreuzten Fasern eine Strecke von rostralwärts nach caudalwärts als Längsfasern ziehen, um den runden Trochleariskern zu erreichen.

Durch das Verhalten dieser Verbindungsbahn zwischen Lobi optici und dem Trochleariskern wird aber auch ein Licht auf das feinere Verhalten der Opticus-Oblongataverbindungsbahn geworfen, und es werden wohl auch in dieser Bahn solche lange Netzfortsätze aus dem L. opticus vorkommen, welche Centren anderer caudalwärtiger Hirnnerven mit dem Lobus opticus in Verbindung setzen.

Wenn wir nun das für den Trochlearisursprung bei der Forelle Ermittelte zusammenfassen, so ergiebt sich vor Allem, dass die beiden Trochleariskerne, sowohl der innere als auch der runde, sich phylogenetisch aus dem oberen motorischen Kerngebiet, das ja auch den oberen motorischen Vaguskern und den eingeschobenen Kern des Facialis und den Trigeminus darstellt, sich herausdifferenzirt haben, und nicht etwa aus den Unterhörnern abzuleiten sind. Hierfür glaube ich den Nachweis dadurch erbracht zu haben, dass ich gezeigt habe, welcher innige Zusammenhang zwischen dem inneren Trochleariskern und dem vorderen oberen Trigeminuskern besteht. Es besteht ferner ein ähnlicher Zusammenhang zwischen dem inneren und dem runden Trochleariskern, wodurch letzterer sich bloß als ein sehr eigenartig differenzirter Theil erweist. Hierfür sprechen auch die ursprünglicheren Verhält-

nisse bei Scyllium, denn bei diesem Selachier giebt es der Form nach keinen runden Trochleariskern, sondern das Homologon desselben stellt eine unregelmäßig angeordnete, an gleicher Stelle wie der runde Kern gelegene Ganglienzellenanhäufung ohne koncentrischen Charakter dar (Textfigg. 19, 21 *IV.mk'''*), der ganz kontinuirlich mit dem Zelllager des oberen motorischen Kernes (*mk*) zusammenhängt. Letzterer besitzt in der Trochlearisgegend ebenfalls ein höchst ursprüngliches Verhalten und überdeckt von oben auch noch die Funiculi posteriores. Dies ist ein Verhalten, welches ja ontogenetisch auch bei der Forelle (s. Textfig. 11) in der ganzen Oblongata und sogar in dem ganzen übrigen metameren Hirn sich einstellt und bei den Amphibien ein bekanntes Vorkommen bildet. Bei den Squalii ist ja dieser Zustand, so weit die Querfaserung nicht störend in den Weg tritt, zum Theil auch in der Trigeminusgegend (Textfig. 16 *mk*) noch vorhanden. In der Trochlearisgegend liegt diese Querfaserung aber nicht so hoch dorsal, wie in den caudalwärtigen Gegenden, und es senken sich jene Fasern, die aus der unteren motorischen Gegend kommend in das Kleinhirn ziehen (Textfig. 19, 21 *cf*), gleich an der inneren Ecke der Sylvi'schen Wasserleitung in die Tiefe, wodurch der Platz für die Zelllage des oberen motorischen Gebietes (*mk*) von derselben unausgefüllt bleibt. Es bildet somit hier der innere Trochleariskern mit dem Homologon des runden Kernes ein kontinuirliches Ganzes und es liegt hierin eine Vorstufe für das Verhalten bei Salmo vor.

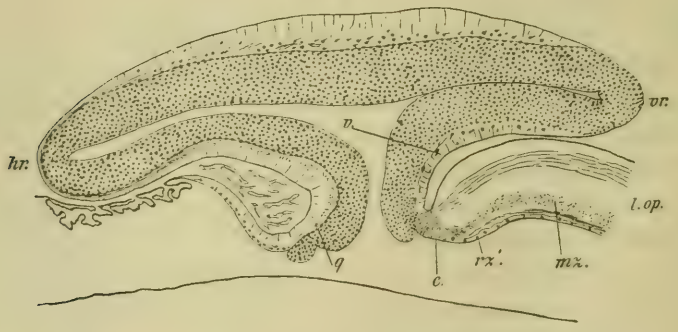
Fig. 19.



Ein ursprünglicher Zustand in dem Verhalten des Selachierkleinhirns bringt es mit sich, dass die cerebellare Trochlearisquer-

faserung nicht nur mit der cerebellaren Trigeminusquerfaserung zusammenfällt, sondern auch den hintersten Theil der Querfaserung des Lobus opticus berührt. Dann liegt an der Stelle, wo das Kleinhirn dorsalwärts in das Dach des Lobus opticus übergeht, eine Querfaserung (Textfig. 18 *c*), welche die beiden cerebellaren Querfaserungen in sich vereinigt. Dies ist der ursprüngliche Zustand, von dem das Verhalten bei Salmo abzuleiten ist. Das Kleinhirn der Knochenfische zeichnet sich nämlich bekannterweise durch die Ausbildung der Valvula cerebelli aus, eine Einrichtung, die sie aber wohl nicht direkt von ihren Ahnen, den Ganoiden, wenigstens in der heutigen Form geerbt haben, doch rührt deren Auftreten aus einer sehr weit liegenden Zeit her, wofür jene ontogenetische Thatsache eintritt, dass die Entfaltung der Kleinhirndecke unter das Dach des Lobus

Fig. 20.



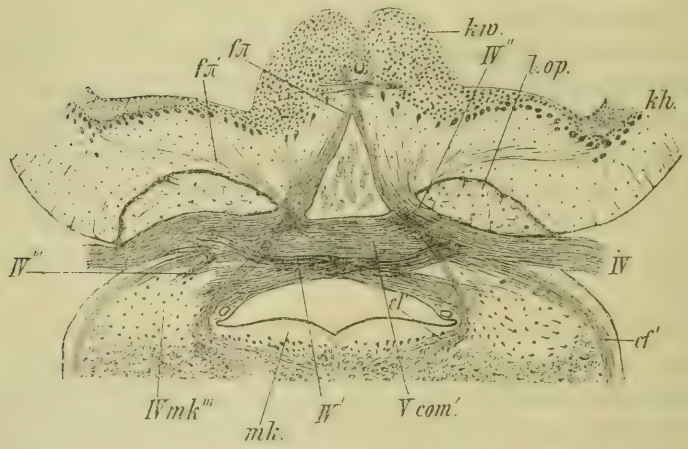
opticus nach rostralwärts zu, wie wir dies durch Schaper (86) erfuhren, sehr zeitig erfolgt. Diese jederseitige Anlage ist bereits am fünfundfünfzigsten Tage der Entwicklung vorhanden, und bei Forellenembryonen mit siebzig Tagen liegt, wie ich es aus eigener Erfahrung weiß, die Trochlearisquerfaserung schon ziemlich weit entfernt von der hinter ihr liegenden Trigeminusquerfaserung. Wie weit aber die Entfernung dieser beiden Kommissuren von einander bei den Ganoiden ist, lässt sich aus den vorhandenen Litteraturangaben nicht feststellen, und bloß so viel ist konstatirbar, dass die Valvula der Knochenfische eine wesentlich weitere Ausbildung erfahren hat als diejenige der Ganoiden, die wieder dem Verhalten bei den Dipnoern gegenüber ein jüngeres Stadium ist. Es wäre aber auch sehr leicht möglich, dass gleich von Anfang, von der ersten Anlage der Valvula an, eine nach zwei Richtungen erfolgte Weitergestaltung der Valvulabildung sich einstellte: einerseits in der Richtung der Teleostier

hin, und andererseits in jene der Knochenganoiden und jene der Dipnoer hin. Selbstverständlich hätte hier Amia von den Ganoiden aus zu den Knochenfischen vermittelt und letztere hätten die einfacheren Verhältnisse der Ganoiden überschritten, während die Dipnoer ein ursprünglicheres Verhalten wie die Ganoiden gut gewahrt haben. So giebt Gorono witsch (34) für den Stör und Burckhardt (12) für Protopterus an, dass die Trochlearisquerfaserung eine ursprünglich dorsale Lage zwischen Mittelhirn und Hinterhirndach einnehme. Durch die Lage der Trochlearisquerfaserung bei den Knochenfischen wird auch gezeigt, in welche Richtung hin die Valvula dieser Formen sich weiter entfaltet hat, denn da dieselbe eine ventrale Lage einnimmt, so ist es klar, dass Alles, was von der Valvula vor dieser Querfaserung liegt, im Verhalten zu den Ganoiden und Dipnoern eine eigenartige Weiterentfaltung vorstellt. Es ist nicht bekannt geworden, dass es Knochenfische gebe, bei denen die beiden obengenannten Querfaserungen vereint vorkämen, und in Anbetracht des größeren Alters der Salmoniden unter den Knochenfischen und in Anbetracht dessen, dass die separirte Anlage dieser beiden Querfaserungen schon an dem siebzigsten Tage der Ontogenese bei Salmo sich zeigt, glaube ich auch kaum, dass es eine solche Vereinigung gebe, es möchte denn sein, dass bei manchen Formen mit stark concentrirten Hirnverhältnissen eine solche Vereinigung sekundär wieder erfolgte.

Um nun wieder auf diese Verhältnisse von Scyllium zurückzukommen, möchte ich gleich mittheilen, dass die Kommissur schon auf sagittalen Längsschnitten (Fig. 28 *A*) ihre Zusammensetzung aus zwei Theilen zeigt. Der hinterste, an die Kleinhirnrinde (*kr*) angrenzende Abschnitt (*β*) führt etwas gröbere, der vordere, an das Kommissurensystem des Lobus opticus (*mz*) anstoßende, feinere Fasern. Von hinten aus dem Kleinhirn gelangen zahlreiche Fasern (*s*) in das Kommissurensystem. An der ventralen Seite der Lobi optici liegt unter dem Ependym eine ein-, stellenweise sogar zweischichtige Lage von sehr großen und hellen Ganglienzellen (*rz'*), welche in Form eines langen Streifens medianwärts zwischen den beiden Lobi gelegen ist, nach rostralwärts zu aber allmählich aufhört, so, dass es das vordere Ende der Lobi nicht mehr erreicht. Es ist der Dachkern Rohon's (76). Aus den Zellen des Dachkernes entspringen longitudinale, unter dem Kommissurensystem der Lobi nach rostralwärts verlaufende breite Längsfasern (*l'*). Während nun an den beiden Seiten unseres Kommissurensystems die hintersten Zellen des Dachkernes diesen nicht

überziehen (Textfig. 20), ziehen sie medianwärts über das Kommissurensystem hinweg bis an das Kleinhirn und bilden so über dieses Kommissurensystem einen eigenthümlichen Überzug (Fig. 28 *A.rz*). Es liegen hier immer zwei Schichten dieser großen Zellen über einander. Obgleich diese Zellen hier die innerste Lage gegen die Hirnhöhle zu bilden scheinen, so ist das thatsächlich anders und es zieht ein dünnes, scheinbar kernloses Häutchen über sie hinweg, das nach vorn an das Ependym der Lobi optici und nach hinten zu an jenes der hier medianwärts von der Körnerschicht freien Kleinhirnrinde stößt und mit dem hier sehr hohen Ependym (Textfig. 19 und Fig. 28 *A.ep*) verwächst. Es ist dies Häutchen nichts Anderes, als ein Derivat des Ependyms, das in Folge des Druckes von den

Fig. 21.



großen blasenförmigen Zellen des Dachkernes sich sehr verdünnte. Ähnliches, wohl nicht in so hohem Grade, sieht man ja auch in mehr rostralwärtigen Gegenden, wo einzelne Zellen des Dachkernes stark nach der Hirnhöhle zu vorspringen und dadurch das Ependym über sich ausdehnen (Fig. 28 *B*).

Zwischen diesen Zellen des Dachkernes über dem Kommissurensystem und diesem liegen sehr breite marklose Fasern (Fig. 28 *A.v*), die vielleicht eine Kreuzung eingehen. Solche und ungekreuzte Fasern könnten dann möglicherweise mit dem Kommissurensystem ventralwärts in die Oblongata gerathen, worüber mir allerdings keine direkten Beobachtungen vorliegen.

Wenn wir nun dieses Kommissurensystem auf Querschnitten

verfolgen, so werden wir Folgendes finden. Zu hinterst in der Kommissur, also im grobfaserigen Abschnitt, liegt die cerebellare Trigeminusquerfaserung, die gleich wie bei der Forelle auch zahlreiche andere Fasersysteme in die Oblongata, beziehungsweise von dort in das Kleinhirn befördert. Da der Abstand des Trigeminusabganges sehr weit nach hinten liegt von dieser Stelle (Figg. 51, 52), so ist es klar, dass alle ihr zugehörigen Fasersysteme, bevor sie mit ihm in Beziehung treten würden, zu caudalwärts verlaufenden Längsfasern werden müssen. Es ist ferner auch nicht zweifelhaft, dass das von dieser Stelle dem Trigeminus zustrebende Fasersystem (beziehungsweise das von ihm hierher gelangende) dem ersten Trigeminus zu Gute kommt, während das Fasersystem aus dem Kleinhirn (resp. in dasselbe) für den zweiten Trigeminus, entsprechend seiner Lagerung bei Salmo (Fig. 41 *V.com*), in der unteren Hälfte der vorderen Wand des Kleinhirns (Textfig. 20 *v*) zu suchen ist. Es kommt bei Scyllium aber zu keinem kompakten Bündelsystem, sondern die Fasern bilden eine durchaus diffuse Lage unter der Ganglienzellschicht.

In dem caudalwärtigsten Abschnitt des Kommissurensystems (Textfig. 19) finden sich gekreuzte (*fπ*) und ungekreuzte (*fπ'*) Faserbündel, die theils direkt aus Ganglienzellen des Kleinhirns (*gs*), theils aus der vertikal ziehenden Faserschicht (*fs*) nach ventralwärts gelangen, oder eine umgekehrte Richtung einschlagen und in der Rindenschicht des Kleinhirns beider Seitenhälften sich verzweigen. Diese Bündel vereinigen sich dann ventralwärts zu einem einheitlichen Bindearm und gesellen sich caudalwärts dem vorderen Bindearm der Selachier an. In der Oblongata angelangt, zerfällt er in ein inneres (Textfig. 19, 21 *cf*) und ein äußeres (*cf'*) Bündelsystem, welche von einander durch den äußeren Theil des Trochleariskernes (*IV.mk''*) geschieden werden. Der innere Theil wird zur Querfaserung der Oblongata, der äußere zieht ventralwärts, stets eine laterale Lage einhaltend, und zerfällt während seines Verlaufes beiläufig zu seiner Hälfte in einzelne Bündel, die als »Fibrae arcuatae« die Raphe erreichen.

An der Stelle der Trochleariswurzeln liegt jenes eben erörterte Fasersystem (Textfig. 21 *V.com'*) dorsalwärts von den gekreuzten Trochleariswurzeln (*IV'*); etwas weiter nach rostralwärts hört es aber ganz auf. Die gekreuzten Trochleariswurzeln lassen sich jederseits bis zu dem lateralen Theil des Trochleariskernes (*IV.mk'''*) verfolgen. Es ziehen aus diesem Kern aber auch ungekreuzte Wurzelbündel nach oben und innen und biegen dann plötzlich lateralwärts

in den Trochlearisstamm um (*IV'''*); dieses Bündel ist aber im Verhältnis zur gekreuzten Wurzel immerhin schwach. Außerdem erhält der Trochlearisstamm auch Wurzeln aus dem Kleinhirn. Die ungekreuzte Kleinhirnwurzel (*IV''*) biegt aus der unterhalb des unteren Körnerwulstes (*kw*) gelegenen inneren Ecke des Kleinhirns, genau an dem anstoßenden hinteren, inneren Rande des Lobus opticus (*l.op.*), nach außen in den Nervenstamm. Diese Wurzel kreuzt an der genannten Ecke ein Wurzelbündel (*fπ'*), das dann, sich mit den Fasern der kommissuralen Trochleariskommissur vermengend, bis an die anderseitige Wurzelhälfte des Trochlearis gelangt und sich diesem dort anschließt. Es wäre dies die gekreuzte Kleinhirnwurzel des Trochlearis. Erwähnen möchte ich noch, dass sich unterhalb der unteren Körnerwülste des Kleinhirns, in diesem sich eine Kreuzung befindet (*fπ*), deren jeder Schenkel in etwas vertikaler Richtung nach unten zieht, dann das ganze querliegende Fasersystem durchsetzt und an der Ecke der Sylvi'schen Wasserleitung sich der Querfaserung der Oblongata beimengt. Ich konnte nicht entscheiden, ob möglicherweise oben aus diesem Bündel nicht auch Wurzelfasern in den Trochlearisstamm gelangen; diese würden für den Fall gekreuzte Kleinhirnwurzeln des Trochlearis sein.

Somit finden wir auch bei den Squaliden im Wesentlichen dieselben Ursprungsverhältnisse für den Trochlearis, wie wir dies bei Salmo ausführlicher kennen lernten, und auch noch in einem anderen wichtigen Punkte sind die gleichen Einrichtungen zu vermerken. Es finden sich nämlich in der Trochlearisgegend in den Unterhörnern jene großen Zellen, die wir weiter caudalwärts überall antrafen, nicht vor (Textfig. 19), woraus wieder geschlossen werden kann, dass der motorische Trochlearis keine Wurzelfasern aus dem ventralen motorischen Kerngebiete erhält, denn dann würde wohl die gleiche Erscheinung auch hier vorhanden sein, oder falls solche in geringer Zahl doch zukünftig gefunden werden sollten, so dieselben doch nur im beschränkten Maße sich an dem Ursprung dieses Nerven betheiligen.

Die wesentlichen Momente, die bei der Betrachtung der phyletischen Verhältnisse des Trochlearis in Betracht kommen, sind der Mangel eines spinalen Ganglions und im Zusammenhang damit ein innerer sensorischer Ursprung in dem Hirn, ferner der Umstand, dass dieser Nerv wenn möglicherweise nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich seine motorischen Ursprungsfasern aus dem dorsalen

motorischen Kerngebiet erhält. Die Ursprungsfasern aus dem Kleinhirn kommen bei der Beurtheilung nicht in Betracht, da dieselben durchgehends allen metameren Cranialnerven eigen sind. Es entsteht somit dieser Augenmuskelnerv wesentlich, wenn nicht ausschließlich, aus dem oberen motorischen Kern und fehlen ihm zwei andere Komponenten, nämlich der sensorische und ventral-motorische Ursprung, und darum kann der Trochlearis keinem kompleten metameren Cranialnerven gleichgestellt werden, wie dies u. A. H. Schneider (100) meinte. Es blieben also die zwei anderen Möglichkeiten übrig, wonach der Trochlearis entweder ein sehr reducirtes Verhalten erfuhr und dabei Komponenten einbüßte, oder ein abgetrennter Abschnitt eines anderen metameren Kopfnerven ist.

Bekanntlich hat Schwalbe (81, pag. 186) bei Scyllium catulus einen Ast intercranial, kurz vor der cranialen Öffnung seines Austrittskanales, vom Trochlearis sich abzweigen sehen, der nach vorn »zum benachbarten Endocranium« zieht und ein sensibler Ast sein soll. Schwalbe hält diesen sensiblen Ast für die Beurtheilung des Trochlearis von Wichtigkeit, obgleich er ein spinales Trochlearisganglion eben so vermisste, wie seine Vorgänger. Nun meint weiter Schwalbe (l. c. pag. 260), dass es zur Erklärung des Fehlens von einem solchen Ganglion zwei Wege gebe. Es könnte nämlich das spinale Trochlearisganglion in das Ganglion Gasseri einbezogen worden sein, oder aber es würde der Trochlearis eine abgelöste dorsale Wurzelportion des Trigeminus vorstellen, wofür auch das wechselvolle Verhalten zwischen den beiden Nerven der Salamandra sich erklären ließe. Es wäre aber auch eben so leicht möglich, dass der Trochlearis von der dorsalen Wurzel (Ciliarganglienstrang) des Oculomotorius sich abgelöst habe und demnach als eine dorsale, selbständig verlaufende Wurzel des Oculomotorius anzusehen wäre. Hierfür sollte wieder der gemeinsame Ursprung beider Nerven aus dem Mittelhirn sprechen.

Was nun den durch Schwalbe entdeckten sensorischen Ast des Trochlearis betrifft, so wäre derselbe mit dem Kleinhirnursprung dieses Nerven in Zusammenhang zu bringen, und darum ist durch diesen Nachweis für den sensiblen Theil eines metameren Cranialnerven, der mit spinalen Ganglienzellen in Zusammenhang stünde, nichts erbracht. Von dieser Seite aus gewinnt somit die Auffassung des Trochlearis als selbständiger, metamerer Cranialnerv nichts, denn es bleibt wie zuvor ein Manco bezüglich des sensorischen Wurzeltheiles eben so bestehen, wie bezüglich des Ursprungstheiles aus dem

ventralen motorischen Gebiet, und der Trochlearis ist darum nur als ein abgetrennter Theil eines fertig gebildeten metameren Cranialnerven zu betrachten.

Die Motivirung der Zugehörigkeit des Trochlearis zu dem Oculomotorius damit, dass sie beide aus dem Mittelhirn entspringen, möchte ich wegen der Unhaltbarkeit der Abgrenzung des fertigen Hirnes nach den embryonalen Hirnblasen beseitigt halten. Für unhaltbar halte ich es auch, nach dem Vorgange VAN WIJHE's, den Trochlearis als ventrales Element der zweiten Portion des Trigeminus beizuzählen, denn einer ventralen Portion entspricht der Trochlearis auf keinen Fall. So viel scheint mir aber aus den ontogenetischen Befunden hervorzugehen, dass der Trochlearis nicht dem Oculomotorius beigezählt werden kann, da er einem caudalwärtigen (dem zweiten) Kopfsomit oder doch cänogenetisch zusammengezogenem Somitenkomplex angehört. Dies ist, glaube ich, das Wichtigste, was aus den ontogenetischen Befunden für den Trochlearis resultirt, und demgegenüber scheint mir die Thatsache eines großen Abstandes bei erwachsenen Selachiern zwischen Trigeminus und Trochlearis unmaßgebend zu sein, da ja eine gewisse Streckung des Zwischenstückes, ähnlich wie die Annäherung des ersten Trigeminus zu dem Trochlearis bei den Knochenfischen wieder erfolgte, sich einstellen konnte. Aus diesem Grunde würde ich auch die Annäherung des ersten Trigeminus zum Trochlearis bei den Teleostiern für nicht belangreich halten. Dieses Anrücken bezieht sich aber ausschließlich auf rein äußere Abgangsverhältnisse, und es bleiben die inneren Ursprungsverhältnisse stets dieselben, wie ich sie besonders bei der Forelle ausführlich erörtert habe. Das nahe Aneinandergerücktsein der Ursprünge vom Trochlearis und dem ersten Trigeminus in dem oberen motorischen Kern ist es denn auch, das mit Bezugnahme auf die ontogenetischen Bestände der Annahme das Wort redet, dass der Trochlearis als ein abgetrennter Theil des ersten Trigeminus zu betrachten sei, doch nicht als ein dorsales oder ventrales Element, sondern als ein motorischer Abschnitt mit einem entsprechend großen Kleinhirn-Ursprungstheil.

Zum Schlusse wäre hier noch ein weiterer Punkt zu besprechen, bezüglich dessen der Trochlearis unter allen Cranialnerven des postchordalen Hirns vereinzelt dasteht. Ich meine die dorsal gelegene Kreuzung mit den ihr eigenen Einzelheiten. Wenn es sich um eine rein sensorische Kreuzung handeln würde, so könnte man bezüglich

der Erklärung für die dorsale Lage nicht in Verlegenheit gerathen, denn die Verhältnisse im Rückenmark würden hierfür behilflich eintreten. Doch liegt diese Kreuzung in einem sensorischen Gebiet und führt, so weit die gekreuzten Fasern aus dem Trochleariskern in Betracht kommen, auch gekreuzte motorische Fasern in sich, und hierfür ist eine Erklärung aus den Verhältnissen des Rückenmarkes zur Zeit nicht möglich, denn es kreuzen sich dort zwar motorische Netzfortsätze, doch sind zur Zeit dort keine gekreuzten motorischen Achsencylinder bekannt. Es wäre also nur an eine Möglichkeit zu denken, daran nämlich, dass es sich um Neubildungen innerhalb des Trochlearisgebietes handelt, wobei man aber auch an die Möglichkeit denken könnte, dass ursprünglich bestandene motorisch-dorsale Kreuzungen bei der Differenzirung des Gehirns sich an einer Stelle noch erhalten hätten, bei der Differenzirung des Rückenmarkes aber in demselben aufgehoben wurden. Unter einer Neubildung solcher Kreuzungen verstehe ich etwas Anderes, als was die Anhänger der Auswachsungstheorie in diesem Falle verstehen würden, die ihre Zuflucht zum cône de croissance nehmen würden[1]. Ich würde mir eine solche Ausbildung neuer Bahnrichtungen nach dem, was mir an dem Rückenmark der Knochenfische bekannt geworden ist, so vorstellen, dass bei dem allgemeinen Zusammenhang des Centralnervensystems eine frühere, vielleicht ganz feine Verbindung zwischen zwei Achsencylindern, je einer in jeder Markhälfte (solche habe ich in der ventralen, also motorischen Rückenmarkshälfte nachgewiesen),

[1] Von jeher stand ich der Auswachsungslehre gegnerisch gegenüber auch innerhalb des Centralorgans, und habe bereits in meiner Rückenmarksarbeit (40) den Wachsthumskegel, cône de croissance, für ein Kunstprodukt erklärt. Bei vier- bis sechswöchentlichen Forellen und Lachsen, bei denen ja, wie ich es des öftern schon erklärt habe, das gewebliche Werden im Centralnervensystem noch nicht beendet ist, habe ich nun vielfach Bildungen gefunden, die sehr an die extramedulläre Entwicklung der Achsenfaser aus hinter einander gereihten, von Anfang an mit einander verbunden gewesenen Zellen erinnern. Man kann nämlich an jenen breiten Wurzelfasern des Trigeminus, die aus den ventralen Hörnern auf direktestem Wege in den Nervenstamm gelangen (Fig. 46, *1*, *2*), auf tingirten Querschnittpräparaten vielfach beobachten, dass sie in dieser Zeit noch aus hinter einander gereihten und mit einander zu einer Zellenreihe verwachsenen Zellen bestehen. In dem von mir abgebildeten Falle (Fig. 32) war eine solche Faser (*z'*), die bis in den Trigeminusstamm (*V*) hinein deutlich verfolgbar war, mit einer Ganglienzelle (*z*) verbunden. Die Zellen in der Zellenreihe standen nicht gleich weit von einander, oft lagen sie nahe, ein ander Mal weit aus einander, und dementsprechend waren die Zwischenstücke ungleich lang. Zum Studium dieses Verhaltens empfehle ich somit diese Fasern bestens!

bei gleichzeitiger Rückbildung des einen peripher gelangenden Achsencylinders und der anderseitigen Ganglienzelle, sich besonders entfaltete und so nach Art des Zustandekommens eines collateralen Kreislaufes eine neue, früher untergeordnete Strecke zur höheren Geltung gelangte. Einer solchen Annahme stünde somit nichts im Wege, immerhin ist dies in dem vorliegenden Falle eine bloße Hypothese, der gegenüber man Manches einwenden könnte. Man könnte nämlich sagen, dass innerhalb der ganzen ventralen, unterhalb des Sinus rhomboidalis und des Kleinhirns gelegenen Oblongata durch die Ausbildung der Tela choroidea und des Kleinhirns die der dorsalen Rückenmarkskommissur entsprechende Querfaserung entweder gänzlich in Wegfall gerieth oder doch möglicherweise durch das Kleinhirn selbst ersetzt wird. Eine Verbindung zwischen den beiderseitigen sensorischen Gebieten der Oblongata müsste also durch die ventrale motorische Kommissur übernommen werden, was nur sekundär nach der Ausschaltung der dorsalen Kommissur erfolgen könnte und, wie wir es aus den bisherigen Einzelbeschreibungen in dieser Arbeit wissen, auch vielfach erfolgt ist. Es ist also die Möglichkeit einer solchen Übertragung gegeben, von dieser Seite könnte man somit gegen die obigen hypothetischen Processe nichts einwenden. Es bildet aber gerade das Vorhandensein der motorischen Querfaserung in der Trochlearisgegend eine Schwierigkeit für die Annahme, dass neben dieser, und noch dazu aus einem motorischen Kern, das Zustandekommen einer neuen Kreuzungsbahn eine Nothwendigkeit gewesen wäre. Es könnte dafür nur das hohe Aufwärtsrücken des Trochlearis möglicherweise in Betracht kommen.

G. Oculomotorius.

Nach Rohon (76) treten bei den Selachiern die Oculomotorius-Wurzelfasern, nachdem sie das Bodengrau, ihren Ursprungsort, verlassen haben, »in den meisten Fällen zu einem kompakten Wurzelbündel zusammen und ziehen nach abwärts«. Sie durchkreuzen auf ihrem Weg einen Theil der hinteren Längsbündel und die sogenannte Commissura ansativa und dringen dann durch die Bindearmsubstanz hindurch nach außen. Eine Kreuzung hat somit Rohon für die Oculomotoriuswurzeln der Selachier nicht beobachtet. Eine solche hat Edinger (17) an Weigert'schen Präparaten bei den Selachiern beschrieben und abgebildet. Bei den Teleostiern hat Fritsch (24) diese Kreuzung festgestellt und auch gesehen, dass die Oculomotorius-

kerne caudalwärts zu an die Trochleariskerne stoßen. Nach den Beobachtungen VAN GEHUCHTEN's (36), angestellt mittels der GOLGI-schen Methode, liegt der Oculomotoriuskern, wie dies schon frühere Autoren ermittelten, bei der Forelle im Mittelhirn an jeder Seite der Raphe und in nächster Nachbarschaft der SYLVI'schen Wasserleitung und wird von einer Lage grauer Substanz gebildet, aus deren Zellen die gekreuzten und ungekreuzten Wurzelfasern des Oculomotorius entspringen. Von sensorischen und Kleinhirnfasern hat dieser Autor nichts gesehen.

Durch die wichtige Entdeckung SCHWALBE's (81), dass bei den Selachiern Ganglienzellen im Oculomotoriusstamme sich finden, ist der Nachweis dafür erbracht worden, dass dieser Nerv ein selbständiger metamerer Cranialnerv sei. Die sporadisch zerstreuten oder in getrennten Haufen sich findenden Ganglienzellen sind die Vorläufer eines kompakten Ganglions der Amnioten, nämlich des Ciliarganglions, welches somit dem Oculomotorius angehört. FR. SCHNEIDER (100) hat dann das noch immer diffuse Oculomotoriusganglion auch bei den Ganoiden nachgewiesen und gezeigt, dass der bei Acipenser einheitliche Oculomotoriusstamm bei Lepidosteus und Amia zwei getrennte Wurzeln, eine ventrale motorische und eine dorsale sensorische, besitzt. Der sensorische Endtheil des Oculomotorius wäre in den Ciliarnerven, so weit dieselben nicht vasomotorische sind, zu suchen. Beide Forscher gelangen zu dem Resultate, dass der Oculomotorius ein selbständiger cranialer Nerv sei, dem aber der Trochlearis als ein abgetrennter dorsaler Ast zuzurechnen ist. Die Zugehörigkeit des Oculomotorius zu dem ersten Kopfsomite wurde, wie bereits erwähnt war, durch M. MARSHALL und VAN WIJHE dargethan.

Nach eigenen Untersuchungen an der Forelle reicht das vordere Ende des runden Trochleariskernes (Fig. 29 *IV.mk'''*) noch in das hintere Oculomotoriusgebiet. In dieser Gegend haben sich vielfache topographische Veränderungen in der Querebene (Fig. 11) vollzogen, die besonders durch den Vergleich mit der Trochlearisgegend (Fig. 9) auffallen. Der Hauptabschnitt des Kleinhirns hat hier aufgehört, doch liegt über dem basalen oder motorischen Theil des Hirns die Valvula cerebelli (*vc*), deren jeder ventro-lateraler Seitenrand oberhalb des runden Trochleariskernes zum Theil mit dem ventralen motorischen Hirntheil, zum Theil mit dem oberen motorischen Oculomotoriuskern verwachsen ist. Die Verwachsungsstelle bildet ein System von über einander liegenden Längsbündeln (Fig. 11 $p's + y$),

von denen das unterste der vordere obere Bindearm (*y*) ist, welcher weiter vorn aus dem Bündelsystem sich ausscheidend, dort eine von der früheren mehr ventrolaterale Lage einnimmt (Fig. 12 *y*), die anderen aber, die mit Ausnahme der mehr rostralwärts (Fig. 12 *IV'*) und dann nach der Kreuzung caudalwärts ziehenden (Fig. 11 *IV*), die zum größten Theil Associationsbahnen zwischen der Valvula und dem übrigen Kleinhirn sind, zu einem einheitlichen Bündelsystem werden. Die innere Lateralbahn, die noch in der Trochlearisgegend recht ansehnlich war (Fig. 10 *ill*), ist nun ziemlich reducirt (Figg. 11, 12 *ill*); sie bildet ein kompaktes Bündel, das nun eine ganz laterale Lage einnimmt und in dieser Form und Lage auch in der vorderen Trochlearisgegend erhalten ist (Figg. 13, 19 *ill*).

Das eigentliche Unterhorn ist Anfangs nur durch sehr kleine Ganglienzellen markirt, doch treten oberhalb des Hinterstranges schon in der hintersten Oculomotoriusgegend einige große Zellen auf (Fig. 11), die dann weiter rostralwärts an Zahl immer mehr zunehmen (Fig. 12) und, in der Gegend des Abganges des Oculomotorius sich weit ventralwärts erstreckend, den ventralen motorischen Kern dieses Nerven (Fig. 13 *III.vk*) darstellen. Die beiderseitigen Kerne berühren sich medianwärts unterhalb der tiefen Furche des Sulcus interencephalicus (Fig. 41 *mhgr*), die hier statt der Raphe die beiderseitigen motorischen Hirnhälften von einander dorsalwärts trennt. Der Hinterstrang zerfällt in der mittleren und vorderen Oculomotoriusgegend in einen inneren (Fig. 12, 13 *fp*) und einen äußeren ansehnlicheren Abschnitt (*fp'*), und zwischen diesen beiden Abschnitten schiebt sich der mittlere Theil des ventralen Oculomotoriuskernes ein, wodurch der Zusammenhang zwischen dessen oberem und ventralem Theil erreicht wird.

Der obere motorische Oculomotoriuskern[1] (Figg. 2 $^{a}p'$, 12 *III.mk*) geht ganz allmählich in einen aus dichtgedrängten, etwas größeren Ganglienzellen, wie der caudalwärtige, gebildeten vorderen Abschnitt über (Fig. 28 *III.mk*), dessen innere Begrenzung (Fig. 13 *III.mk*) bis an den ventralen Oculomotoriuskern reicht. Er stößt lateralwärts wie ehedem an den Torus (*p*). Die Annahme, dass der obere Oculomotoriuskern der oberen und der ventrale der unteren motorischen Kernzone angehört, bedarf somit keiner weiteren Motivirung, und ein Querschnitt aus der Gegend des Oculomotoriusabganges bürgt für die

[1] Ist wohl identisch mit dem durch Fritsch und Mayser vollständig missverstandenen »Übergangsganglion«.

Wahrheit derselben besser, als jedes andere Argument. Ist damit nun auch klargestellt, dass die Oculomotoriusgegend noch den Bauplan der ventralen Rückenmarkshälfte im Allgemeinen aufweist, so ist, da sich rostralwärts das metamere Hirn seinem Ende nähert, schon manches Eigenartige vorhanden.

Der Sulcus interencephalicus wird sowohl rostral- als auch caudalwärts zu durch ein höchst komplicirtes Kommissurensystem begrenzt (Fig. 40, 41). Von caudalwärts wird die ganze hintere Wand des Sulcus durch ein einheitliches Querfasersystem (*can'*) dargestellt. An der ventralen Wand des Sulcus wird dieses System noch dichter (*can*) und ist caudalwärts zu gegen das hintere Fasersystem deutlich begrenzt. Es setzt sich in der rostralwärtigen Wand des Sulcus (*can''*) allmählich in ein immer spärlicher werdendes Kommissurensystem fort, das dann ganz oben, an der Biegungsstelle des Hirnbodens nach unten, also unterhalb des Tuberculum impar inferius, an die hier gelegene sogenannte Schleifenkreuzung (*L*) stößt. Dies ganze Kommissurensystem entspricht der Commissura ansulata der Autoren und ist ein höchst komplicirtes Querfasersystem, dessen genaue Analyse weiter unten folgen soll. Hier interessirt es uns nur in so fern, als es auch Kreuzungsfasern für den Oculomotorius enthält, oder in so fern es die Topographie der Nervenwurzeln erfordert.

Was nun den Oculomotoriusabgang aus dem Hirnboden betrifft, so liegt dieser genauestens unterhalb der tiefsten Stelle des Sulcus interencephalicus und genau in einer und derselben Querebene mit der in der Valvula cerebelli gelegenen Trochleariskreuzung (Fig. 13 *IV.com*)[1]. Der Abgang des Nervenpaares markirt somit genauestens die Grenze des metameren Hirns, nicht aber der obere und ventrale motorische Oculomotoriuskern. Letzterer hört mit dem Aufhören der beiderseitigen Verwachsungsstellen der Valvula cerebelli auf (Fig. 29), welche Stelle etwas vor der Abgangsstelle des Nerven liegt, und ersterer (Fig. 40 *III.vk*) umgiebt becherförmig die ganze grubenförmige Vertiefung, zu welcher der Sulcus interencephalicus bei dem adulten Thiere geworden ist. Nach ventralwärts zu reicht der ventrale motorische Kern bis etwas hinter die Lemniscuskreuzung, wie dies auch an horizontalen Längsschnitten (Figg. 28—31) gut zu sehen ist.

[1] Genau so ist es bei Individuen, die beiläufig in der Mitte ihres zweiten Lebensjahres stehen, und jüngeren; später wird durch die starke Krümmung der Valvularinde zwischen der Trigeminus- und der Trochleariskommissur (Fig. 41) letztere etwas caudalwärts zu verlegt.

Ein Querschnitt, der beiläufig die Mitte der hinteren Wand des Sulcus interencephalicus getroffen (Fig. 12), lässt erkennen, dass hier das Kommissurensystem hauptsächlich zwischen den beiden unteren Abschnitten der Hinterstränge (*fp'*) sich ausspannt. Von ventralwärts wird dann jederseits die Querfaserung durch ein vertikal aufwärts strebendes Faserbündel (*vsb*) durchsetzt, mit dem wir uns noch zu befassen haben werden. Zwei bis drei Schnitte weiter rostralwärts, wo aber noch jene vertikalen Bündel zu sehen sind, lässt es sich feststellen, dass die Querfaserung nicht bloß zwischen den beiden unteren Hälften der Hinterstränge sich ausspannt, sondern dass auch von einem Längsfasersystem, das sich in dieser Gegend zwischen dem Hinterstrang und dem Lateralstrang befindet und das gemischte Längsfasersystem des metameren Hirnes genannt werden soll (Figg. 12, 13, 19 *M'*), Faserzüge in die Querfaserung gerathen. Es kommt auf diese Weise, da die Querfaserung nach ventralwärts strebt, eine deutliche Kreuzung medianwärts zu Stande. Von einander getrennte Querzüge aus den Lobi optici werden, je weiter rostralwärts, um so häufiger. Die Kreuzungsstelle (Fig. 60 blau) gelangt in Folge des immer tiefer werdenden Sulcus je weiter rostralwärts, um so tiefer ventral zu liegen, bis sie sich schließlich mit der ventralen Hälfte des Kommissurensystems (Fig. 40 *can*) berührt. Durch diese Kreuzung gelangen somit zum Theil gekreuzte Fasern nach unten, zum Theil werden aber die Fasern nach der Kreuzung zu einem Längsbündel (Fig. 60 mit blau), das, so weit es Wurzelfasern für den Oculomotorius führt, in die abgehenden Nervenstämme sich begiebt. Entweder werden alle diese Kreuzungsfasern zu Längsbahnen, die caudalwärtige Centren mit rostralwärtigen verbinden, und wir diese darum hier einstweilen unberücksichtigt lassen können, oder es sind gekreuzte Wurzelfasern des Oculomotorius. Das Nervenpaar durchbricht dann dieses Querfasersystem (Fig. 33 *III*), um nach außen zu gelangen. An Querschnitten, die das Hirn an der Abgangsstelle der Oculomotorii (Fig. 13) trafen, mögen sie nun mit ammoniakalischem Karmin gefärbt oder nach der Weigert'schen Methode behandelt worden sein, sieht man sehr deutlich, dass die vertikale Wurzel des Nerven, jederseits das Kommissurensystem durchsetzend, bis an den ventralen motorischen Kern gelangt, dann sich am Grunde des Sulcus spaltet und mit seiner inneren Hälfte neben dem Sulcus, mit der lateralen zwischen den beiden Theilen der Hinterstränge bis weit hinauf zur dorsalen Hälfte des ventralen motorischen Kernes gelangt. Diese vertikalen Wurzeltheile werden

fast ausschließlich nur von ungekreuzten Achsencylindern gebildet, die, wie es Silberpräparate zeigen, entweder direkt aus Ganglienzellen, und zwar in jeder Höhe des ventralen motorischen Kernes (Fig. 60, *1*, *2*), oder aus der inneren Hälfte der Hinterstränge (*17*) herstammen. Bis weit zu dem ventralwärtigen Rand des Sulcus interencephalicus hinunter sammeln sich auf diese Weise ungekreuzte Wurzelfasern zu einem ansehnlichen Bündel (Fig. 19 *III*), das dann, ventralst nach hinten biegend, der übrigen Wurzel des Oculomotorius sich beigesellt. Es entstammen aber aus dem ventralen motorischen Oculomotoriuskern, wie uns dies zuerst VAN GEHUCHTEN aufgedeckt hat, auch gekreuzte Wurzelfasern für den Oculomotorius. Hauptsächlich ist es die Stelle vor dem Abgange des Nervenpaares, wo die Kreuzung solcher Wurzelfasern erfolgt, also die Stelle vor der größten Tiefe des Sulcus interencephalicus. Liegen die Zellen dieser Achsencylinder knapp vor der Abgangsstelle des Nervenstammes, so sind ihre gekreuzten Achsencylinder (Fig. 60, *3*, *4*, *5*) bis in den Nervenstamm zu verfolgen, sonst aber müssen sie für kurze Strecke eben so wie die ungekreuzten Wurzelfasern zu Längsfasern werden. Es gelangen hauptsächlich aus dem äußeren Theil der Hinterstränge gekreuzte Fasern in die Oculomotoriusstämme, und ich vermochte es nicht nachzuweisen, dass aus diesem Längsbündel ungekreuzte Wurzelfasern sich den Nervenwurzelfasern beigesellt hätten.

Außer dem Ursprung aus dem ventralen motorischen Kern beziehungsweise aus dem Hinterstrange erhält der Oculomotorius aber auch aus anderen Stellen Wurzelfasern. Vor Allem ist es der obere motorische Oculomotoriuskern (Figg. 12, 13 *III.mk*), der solche entsendet. Dieser Kern besteht aus sehr dicht neben einander liegenden kleinen Ganglienzellen, von denen viele nur Netzfortsätze besitzen, viele aber auch einen Achsencylinder entsenden. Die Netzfortsätze sind entweder sehr kurz und verästeln sich innerhalb des Kernes schon, oder sie sind sehr lang und gelangen in die dorsale Hälfte der Valvula cerebelli (Fig. 60, *7*), um sich dort in deren Körnerschicht zu verästeln. Solche Netzfortsätze vereinigen sich dann zuweilen zu von einander getrennten Bündeln, welche dann die vordere Kleinhirn-Associationsbahn (Fig. 12 *p's*) durchsetzend, an ihre Endstelle gelangen. Oft sind solche Fortsätze aber nur bis in diese Bahn hinein verfolgbar, da sie offenbar durch die Schnittführung durchtrennt wurden (Fig. 55 *III.mk*). Eine große Zahl von Zellfortsätzen aus diesem motorischen Kern zieht jedoch caudalwärts (Fig. 56, *15*, *16*, *17*). Diese Fortsätze vereinigen sich zu kleinen Bündeln (Fig. 28 *p"s* rechts),

die sich ihrerseits wieder zu einem mächtigen Bündel (Figg. 27, 28 *p″s*; Fig. 62 *p″s′* + *p″s″*) koncentriren. Dieses Bündel liegt an der Abgangsstelle des Trochlearis, genau über der inneren Wurzel des Trochlearis im Kleinhirn (Fig. 10 *p″s*), und behält diese dorsale Lage auch noch in der Gegend des ersten Trigeminus (Fig. 9 *p″s*). Hier angelangt, oft aber auch schon etwas früher (Fig. 62), theilt es sich in ein dorsales (*p″s′*) und ein ventrales (*p″s″*) Bündel. Das dorsale Bündel zieht in den hinteren Theil des Kleinhirns und verästelt sich dort (Fig. 27 *x*). Die Verästelung der einzelnen Fasern aus diesem Bündel lässt sich auch durch die Golgi'sche Methode direkt nachweisen (Fig. 56 *p″s*). Der untere Theil des Bündels geräth ventralwärts in die Oblongata und soll bei Besprechung der Längsbahnen noch erörtert werden. Jener obere Theil des gemeinsamen Bündels führt mit sich aber auch sehr viele Fasern, die aus Purkinje'schen Zellen aus dem vorderen Ende der Valvula cerebelli herstammen (Fig. 56, *4*, *4′*). Es sind dies auch Fasern, die entweder in der Kleinhirnrinde des hinteren Cerebellumtheiles sich verästeln (*x″*), oder noch in der Körnchenschicht sich verzweigen. Sowohl Karmin- (Fig. 27) als auch Golgi'sche Präparate, erstere für ganze Bündel, letztere für einzelne Fasern (*x′*), lassen erkennen, dass diese Netzfortsätze aus dem oberen Bündeltheil auch auf die andere Seitenhälfte des Cerebellum übergreifen können. In Anbetracht des Umstandes nun, dass der obere Theil des großen Bündels auch Associationsfasern aus dem vorderen Kleinhirntheil, aus der Valvula cerebelli mit sich führt, möge er Kleinhirn-Associationsbahn genannt werden[1]. Es gelangen ferner solche lange Netzfortsätze auch in ventrale Gebiete (Fig. 60, *7″*), wo sie sich ebenfalls verästeln. Außerdem stehen die randständigsten Zellen des oberen motorischen Oculomotoriuskernes durch kurze Netzfortsätze auch mit benachbarten Theilen in Verbindung (Fig. 56, *15*).

Bezüglich der Achsencylinder aus dem oberen motorischen Oculomotoriuskern kann ich mittheilen, dass es mir öfter gelang, sogar auf demselben Präparate mehrere Zellen zu schwärzen (Fig. 60, *6*), die ihren Anfangs feinen, dann aber breiter werdenden Achsencylinder, der vorher das gemischte Längsfasersystem (*M′*) durchsetzte, nach

[1] Der Umstand, dass die Ganglienzellen des oberen motorischen Oculomotoriuskernes auch Netzfortsätze in das Kleinhirn entsenden, spricht noch nicht gegen seine motorische Natur, wissen wir doch aus der Vagus- und Trigeminusgegend her, dass die Zellen der mittleren Kernzone solche Fortsätze in den sensorischen Kern schicken, und aus diesem Kern ging ja das Kleinhirn hervor.

unten an die Kreuzungsstelle des Kommissurensystems entsendeten und dann auf der anderen Seite zu Oculomotoriuswurzelfasern werden ließen. Unbekannt blieb es mir jedoch, ob auch ungekreuzte Oculomotoriuswurzelfasern aus dem oberen Kerne entspringen, denn ich habe solche nie vor mir gehabt, will darum aber die Existenz solcher nicht bezweifeln. Wie es an WEIGERT'schen Präparaten zu sehen ist, sammeln sich die Wurzelfasern aus dem oberen Oculomotoriuskern zu einem recht ansehnlichen Bündel (Fig. 63 *III.mk*). Viele von den gekreuzten Wurzelfasern lassen sich bis in die Lateralbahn (Fig. 60, *8*) verfolgen, und somit erhält der Oculomotorius, wie denn die metameren Kopfnerven überhaupt, auch Wurzelfasern aus dieser Längsbahn. Ungekreuzte Wurzelfasern sind hier auch zu beobachten. Viele gekreuzte Wurzelfasern erreichen aber die Lateralbahn nicht, sondern sind bloß bis irgend in ein kleines Längsbündel des gemischten Längsfasersystems (*M'*) zu verfolgen. Da diesem Längsfasersystem, wie wir noch sehen werden, auch einzelne kleinere Bündel aus dem Kleinhirn beigemengt sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass die von hier sich sammelnden Wurzelfasern (*9*, *10*) aus dem Kleinhirn stammen und dass somit auch dem Oculomotorius gleich den anderen metameren Hirnnerven Kleinhirnwurzelfasern eigen sind.

Nachdem wir wissen, dass der Oculomotorius ein spinales Ganglion besitzt, war es vorauszusetzen, dass er auch Wurzelfasern führen wird, die als centrale Fortsätze spinaler Ganglienzellen irgendwo im Centralorgan sich auflösen werden oder, was dasselbe ist, hier indirekten Ursprunges sind. Solche Wurzelfasern aufzufinden gelang mir aber lange Zeit nicht, und erst in letzter Zeit erhielt ich Imprägnationspräparate, in denen manchmal einzelne gekreuzte Wurzelfasern bis hinauf in den Torus semicircularis (*p*) verfolgbar waren und sich hier zwischen den Fortsätzen der kleinen birnförmigen Ganglienzellen verzweigten. Solche Fasern (*11*) habe ich genauestens nach ihrem Verlaufe in das kombinirte Bild (Fig. 60) eingetragen. Es können somit nur diese Wurzelfasern es sein, die als centrale Fortsätze spinaler Ganglienzellen des Oculomotorius gedeutet werden können. Damit erweist sich aber auch der Torus semicircularis als das centrale sensorische Ursprungsgebiet des Oculomotorius, und wir haben mit diesem Kern uns hier zu beschäftigen.

In der Gegend des Trochlearisabganges (Fig. 10) erstreckt sich der hinterste Abschnitt des Torus (*p*) bis in den hier völlig abgeschlossenen Lobus opticus, dessen innere ventrale Wand bildend.

Etwas weiter vorn (Fig. 11), dort, wo der Lobus mit dem ventralen motorischen Theil des Hirnes verschmilzt, liegt der Torus genauestens an der Verwachsungsstelle, diese Vereinigung vermittelnd. Diese charakteristische Lage behält nun der Torus bis zu seinem Verstreichen in der Gegend der Schleifenkreuzung. Schon wegen dieser Lage muss der Torus einen phyletisch wichtigen Fingerzeig abgeben. Baulich besteht der Torus aus drei Reihen von kleinen, etwas birnförmig nach ventralwärts zugespitzten Ganglienzellen, die über einander lagern. Nicht immer und nicht an jeder Stelle werden die Reihen so gut eingehalten, dass die Dreizahl klar erkennbar wäre. Oft fließt die oberste Reihe mit der mittleren medianwärts so zusammen, dass erst zu innerst die oberste Reihe deutlich zur Ansicht gelangt. Für gewöhnlich sind aber die drei Reihen auf Querschnitten (Figg. 11—13) gut erkennbar. Da diese Reihen auch auf horizontalen Längsschnitten zur Beobachtung gelangen (Fig. 27 *p*), so ist es klar, dass die drei Reihen eigentlich drei nach Art der Scheiben einer Zwiebel über einander liegende Schichten sind, die lateralwärts an das stark entwickelte Ependym stoßen und dann, entsprechend der Oberfläche, etwas S-förmig gebogen nach medianwärts gelangend, den oberen motorischen Oculomotoriuskern berühren. Zwischen den Zellschichten befindet sich ein feinstes Nervennetz und wohl sehr spärliche Neuroglia. Dies ist sehr gut erkenntlich an durch Osmium gebräunten feinen Schnitten und an mit Karmin gefärbten, durch Formaldehyd gehärteten Präparaten. Es ist so der Fall zwischen den einzelnen Zellschichten. Unter der untersten Zellschicht, also an der Stelle, wo der Torus an die Lobuswand stößt (Figg. 13, 28, 55, 60 *p'*), ist jedoch das nichtzelluläre Gewebe viel gröber, was theils von dem weitmaschigen Netzwerk, sei es nervöser oder neuroglialer Art, theils von kleinen Neurogliazellen, ferner von einzelnen starken Nervenfasern herrührt. Dann lässt sich an dem Torus innerlich ein medianer (*p* der Figuren) und ein lateraler Theil (*p'* der Figuren) unterscheiden. Während nun in der vordersten Oculomotoriusgegend (Fig. 19), wo der Torus allmählich sich rostralwärts zu verflachend, in den Zwischenhirnboden übergeht, in Folge der Verflachung seine Zellschichten (*p*) immer fester über einander lagern, erhält sich über dem inneren Abschnitt die Vorwölbung am längsten. In der Gegend der Tubercularkreuzung (Ansa nuclei lentiformis, Fritsch) ist der Torus ganz abgeflacht (Fig. 20), doch dem Baue nach noch immer vorhanden. Die zarte und dünne Querfaserschicht, welche über der obersten Zellschichten-

reihe überall zu sehen war, hat hier an Dicke zugenommen. Allmählich hören in der Gegend vor der Tubercularkreuzung dann auch die Zellenschichten auf (Fig. 21).

An Golgi'schen Präparaten erkennt man schon in der Gegend des Oculomotorius, dass sich aus der Lateralbahn einzelne Fasern nach außen wenden (Fig. 60, *18*, *18*) und in den inneren Theil des Torus (*p'*) sich verzweigen. Etwas vor der Oculomotoriusgegend zerfällt dann die Lateralbahn in zahlreiche schmale Längsbündel (Fig. 20), und die Bahn, die bisher durch das ganze metamere Hirn hindurchzog, endigt in diesem inneren Theil des Torus semicircularis.

Der äußere Theil des Torus wird, wie wir es eben sahen, durch die Zellschichten gebildet. Die Elemente dieser Zellschichten sind durchgehends kleine, doch gleichgroße Ganglienzellen, mit stets einem kräftigeren ventralwärts gerichteten Netzfortsatze, der das verjüngte innere Ende bildet. Nach der Oberfläche des Torus zu besitzen diese Zellen zumeist zwei kleinere Netzfortsätze (Figg. 54, 55, 56, 60). Die Fortsätze der meisten Zellen verästeln sich innerhalb des Torus und nur verhältnismäßig wenige von den inneren kräftigeren Fortsätzen gelangen ventralwärts (Fig. 60, *19*) auch in die benachbarte motorische Gegend.

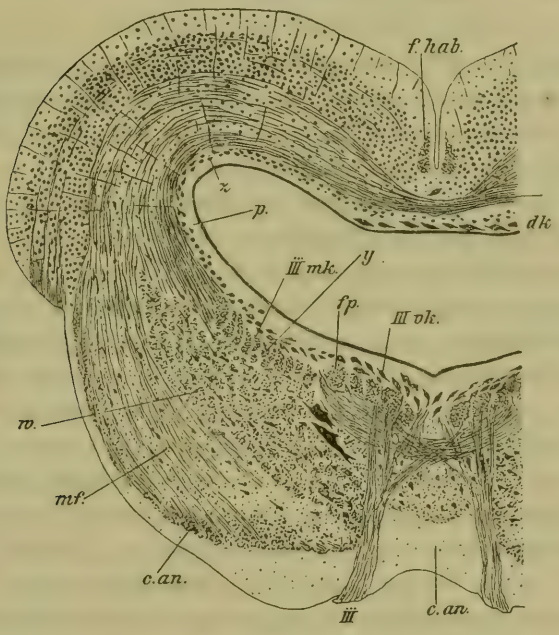
Innerhalb des Nervennetzes im Torus verzweigen sich Nervenfasern, wie wir das aus dem bisher Mitgetheilten wissen, aus verschiedenen Gegenden. Es sind da gekreuzte Wurzelfasern aus dem Oculomotorius, dann der ganze Überrest der Lateralbahn und Fasern aus dem Lobus opticus. Letztere gehören zur selben Art von Fasern, die medianwärts ziehend auch in motorischen Gebieten derselben (Fig. 60, *13*) oder der entgegengesetzten Hirnhälfte (*14*, *14*) sich verästeln. Sie sind natürlich unter dieser Faserart die kürzesten (Figg. 54, *8*; 60, *12*). Auf horizontalen Längsschnitten, die nach der Golgi'schen Methode behandelt waren und gut geriethen, ist erkenntlich (Fig. 56), dass diese Associationsfasern aus Ganglienzellen (*8*, *9*, *10*) des Tectum opticum herrühren. Außerdem bezieht der Oculomotorius auch Wurzelfasern aus dem Kleinhirn. Schon in der vorderen Trigeminusgegend gedachte ich eines ansehnlichen Bündels aus dem Kleinhirn, das (Fig. 9 *M''*) ventralwärts ziehend in jener Gegend nach rostralwärts zu biegt. Es zerfällt in viele einzelne Bündelchen, die im Querfelde halbkranzförmig so an einander geordnet sind, dass die Konkavität medianwärts gerichtet ist (Fig 53 *M*). In dieser Gegend gelangen Wurzelfasern (*m*) aus diesem Bündelsystem in den ersten Trigeminus und in die innere Lateralbahn (*l*).

Dann zieht das Bündelsystem, fortwährend aus dem Kleinhirn Verstärkung beziehend und seine frühere Lage über dem oberen motorischen Kerngebiet beibehaltend (Fig. 10 *M*), rostralwärts, beginnt dann in der Trochlearisgegend sich ventralwärts zu neigen und geräth auf diese Weise unter den runden Trochleariskern (Figg. 11, 54 *M*). In der hinteren Oculomotoriusgegend ist der Bündelkomplex als solcher nicht mehr vorhanden (Fig. 12). Dies kommt daher, dass er sich in einzelne Partien aufgelöst hat, die weit aus einander liegen. Der lateralste Theil zieht, nachdem er ein Verstärkungsbündel aus der Valvula erhalten hat (Fig. 62 *y'*), in die Pars infundibularis und stellt den ventralen vorderen Bindearm vor, den wir noch besprechen sollen; ein anderer Theil zertheilt sich innerhalb der Bündel des gemischten Längsfasersystems des metameren Hirns (*M'*), ein Theil aber begiebt sich medianwärts in den Funiculus long. posterius (Fig. 11). Dieser letzte Theil des Bündelsystems lässt sich auf horizontalen Längsschnitten gut verfolgen bis in die Trochlearisgegend (Fig. 30 *r*), wo er in der Querfaserung des Oculomotorius (*III.com*) der ferneren Beobachtung sich entzieht. Dieses Bündel halte ich für einen Theil der Kleinhirn-Oculomotoriuswurzeln.

Bei Scyllium (Textfig. 22) sind die Verhältnisse der Oculomotoriusgegend, wie denn bei den Selachiern überhaupt, viel ursprünglicher wie bei den Knochenfischen, denn bei letzteren trägt außer der großen Koncentration auch noch die Ausbildung der Valvula cerebelli dazu bei, dass sich die einzelnen Kerne bestimmter markiren. Bei dem Hai ist der ventrale motorische Kern (*III.vk*) durch seine etwas größeren Elemente den lateralwärts anstoßenden Ganglienzellen gegenüber markirt. Zwischen diesen subependymal gelegenen Zellen finden sich auch einzelne größere Zellen vor (rechts), und andere von gleicher Größe (links) rücken unter die Hinterstränge (*fp*). Der obere motorische Kern (*III.mk*) ist jedoch dorsalwärts den anstoßenden Zellen gegenüber durch nichts abgegrenzt, vielmehr geht seine Zellschicht kontinuirlich in jene über, die (*z*) sich dann in dem ganzen Lobus opticus als einheitliche Zelllage erhält. Die Lage des oberen motorischen Kernes ist aber durch die charakteristische Lage des vorderen dorsalen Bindearmes (*y*) bestimmbar. Auch ein dorsaler (sensorischer) Oculomotoriuskern ist bei dem Haie nicht markirt, denn bekanntlich kommt bei den Selachiern kein Torus semicircularis vor; der Lage nach wäre aber dieser Kern etwas unterhalb der Umbiegungsstelle des ventralen Hirns in den Lobus centralis zu setzen (*p*). Ein volles Verständnis für diese Ver-

hältnisse bei dem Hai gewinnen wir aber durch die Betrachtung der bezüglichen Verhältnisse von Petromyzon. Es sind hier wieder die bereits weiter oben angeführten »Leitzellen«, welche die Deutung der einzelnen Kerngebiete ermöglichen. Es ist auch hier eine oberflächlich wie bei den Haien gelegene Ganglienzellschicht vorhanden, doch giebt es in der hinteren und vorderen Oculomotoriusgegend je eine sehr große Ganglienzelle auf jeder Seite, von der aus nach hinten, entgegen der Angabe AHLBORN's, ein starker Achsencylinder in den Oculomotorius tritt. In der vorderen Oculomotoriusgegend

Fig. 22.



rücken manche größere Ganglienzellen, wie AHLBORN richtig angab, ventralwärts tiefer hinab und, wie ich finde, begleiten einige von ihnen die austretende Oculomotoriuswurzel bis genau zu ihrem Austritte aus dem Hirn, ihr Achsencylinder mitgebend. Die Stelle des oberen motorischen Kernes ist gleichfalls durch eine Leitzelle markirt, dafür wird aber die Gegend des Torus, welche AHLBORN auch so bezeichnet, bloß durch eine etwas dickere Zellschicht gekennzeichnet. Diese liegt genau an der Stelle, an der ich bei Scyllium die Lage des dorsalen (sensorischen) Oculomotoriuskernes angab.

Wenn wir nun all das hier Aufgeführte in Betracht ziehen, so sehen wir, dass dem Oculomotorius alle Fordernisse für einen selbständigen metameren Kopfnerven, die da sind: die drei Kerne und das bereits bekannte spinale Ganglion, zukommen, und somit kann man auch vom Standpunkte der inneren Verhältnisse aus keinen Anstand nehmen, denselben für den ersten selbständigen metameren Kopfnerven zu erklären.

III.

Das Längsfasersystem des chordalen Hirns und sein Verhalten zum prächordalen Hirn.

A. Ventrale Längsbahnen.

Anknüpfend an die Verhältnisse um den Sulcus interencephalicus und speciell an den ventralen motorischen Oculomotoriuskern möge mit dem Verhalten des Hinterstranges des Funiculus longitudinalis posterior begonnen werden.

Über das Verhalten dieses Längsbündelpaares hat uns bei den Fischen Mayser, mit Berücksichtigung des vorher schon Bekannten, eingehend und in durchaus klarer Weise belehrt: »In einiger Entfernung vor der unteren Olive (Rohon)[1] beginnt das hintere Längsbündel der Oblongata sich an seiner ventralen Seite mit mitteldicken Fasern zu verstärken, über deren Herkunft ich nichts Sicheres angeben kann.« Diese ventralen Fasern, deren Herkunft Mayser in dem motorischen Felde derselben Seite vermuthet, nehmen nach vorn an Menge zu und bilden bis in das Mittelhirn einen steten Bestandtheil des hinteren Längsbündels. Von der Endigung dieses Längsbündels rostralwärts erfahren wir Folgendes. »Eine Partie vorherrschend dicker Fasern setzt dicht am Boden des Aquaeductus über die Bindearmkreuzung hinweg, umgreift den Oculomotoriuskern von der Seite und zerfällt pinselförmig und ungekreuzt in einer Gruppe großer Ganglienzellen, welche dorsal vom Meynert'schen Bündel zwischen Commissura posterior und Oculomotoriuskern liegt und also zum Mittelhirn gehört, während sie Fritsch, der diese Endigungsweise bereits angegeben hat, ein Zwischenhirnganglion nennt.« Die Vereinigung von Nervenfasern mit Ganglienzellen konnte Mayser hier »wiederholt mit Bestimmtheit« feststellen. »Der mittlere und ventrale Abschnitt des hinteren Längsbündels, vornehmlich aus mittelstarken Fasern bestehend, wird durch die sich

[1] Liegt in der Vagusgegend (Haller).

kreuzenden Bindearme in mehrere Bündel zerlegt, die sich auch jenseits der Bindearmkreuzung nicht wieder vereinigen. Diese Fasern großentheils und einzelne aus dem dorsalen Abschnitt sind es, die vor dem Oculomotoriuskern jene Kreuzung eingehen, aus der nach Fritsch die Homologa der Meynert'schen Linsenkernschlingen hervorgehen« (61, pag. 286—289). Diese »Linsenkernschlingen« sollen nun nach Fritsch wahrscheinlich aus einer Zellgruppe entspringen, die dieser Autor als Nucleus corticalis benannte und welche bereits dem Zwischenhirn angehören soll. Diese Zellgruppe liegt jederseits lateralwärts von dem Corpus geniculatum, ganz fest dem Cortex lobi optici an, und da sie nach Fritsch mit dem Lobus opticus in engster Beziehung steht, »so würde das Fischhirn«, falls sich dieser Ursprung bewahrheiten würde, »ein wichtiges Faserverhältnis zur übersichtlichen Anschauung bringen, nämlich die Verbindung breiter, aus dem Hirnstock aufsteigender Achsencylinder mit Rindengebieten unter Vermittelung centraler Ganglienzellgruppen« (24, pag. 65). Mayser hat einen Ursprung dieses gekreuzten Fasersystems aus dem »Nucleus corticalis« mit Sicherheit nicht zu beobachten vermocht, auch ist er der Meinung, dass diese Zellgruppe kein geschlossenes Ganglion vorstelle, und deren Elemente viel zu zahlreich wären, »um etwa eine ausschließliche Endstation der Linsenkernschlinge Fritsch's zu sein«. Ihm scheint es eher, »als stehe die Zahl und Ausbildung dieser Zellen im Verhältnis zur Größe des Opticus«.

Des Weiteren sollen nach Mayser »einzelne dickere Fasern gekreuzt oder ungekreuzt in großen, vielstrahligen, theilweise durch auffallend lange Protoplasmafortsätze ausgezeichneten Zellen enden, die vor der Kreuzung der Linsenkernschlingen Fritsch in nächster Nähe des Meynert'schen Bündels liegen.

Rohon (76) wollte den Ursprung des hinteren Längsbündels in das Vorderhirn verlegen, welche Annahme, denn eine solche war es ja, warum es sich handelte, durch Edinger auch bei den Selachiern für unhaltbar erwiesen (17, pag. 16) ward. Edinger lässt das hintere Längsbündel bei den Haien »im mediansten Grau jederseits von der Mittellinie mit einem Pinsel ziemlich dicker Fasern« entstehen und in der bekannten Weise nach hinten (caudalwärts) ziehen, »wobei sie an Masse gewinnen«. Was Edinger unter »medianstem Grau« versteht, blieb mir unklar, doch geht aus einer anderen Stelle seiner Abhandlung (pag. 30), sowie aus seinen Abbildungen (Taf. I, Figg. 1—3) hervor, dass er den Ursprung des hinteren Längsbündels in die Pars infundibularis, speciell in deren dorsalstes Gebiet versetzt, was, wie

wir weiter unten sehen werden, irrthümlich ist und auf einer Verwechselung mit dem lateralen Längsfasersystem beruht.

Nach eigenen Beobachtungen hört der ventrale Ocolomotoriuskern mit dem Sulcus interencephalicus inferius rostralwärts nicht auf, sondern die großzellige Ganglienzellenlage setzt sich über die sogenannte Lemniscuskreuzung Fritsch's, die ich aber einstweilen lieber Tuberculark reuzung (Fig. 40 *L*) nennen möchte, hinweg bis in das Tuberculum impar superius (*t*) fort und hört erst mit diesem auf. So finde ich es auch bei Scyllium und Mustelus[1]. Da nun der ventrale Oculomotoriuskern das vorderste Ende des kontinuirlich sich bis zu dem caudalen Ende des Rückenmarkes sich fortsetzenden ventralen Hornes (Vorderhornsäule) ist, so ist es klar, dass dieses im Tuberculum impar superius sein rostralwärtiges Ende oder, wenn wir wollen, seinen Anfang hat. Da ferner die Zellen des ventralen Hornes überall, also auch in dem gesammten metameren Hirn, nicht bloß direkten Wurzelfasern für spinale oder cerebrale Nerven zum Ursprunge dienen, sondern auch Längsfasern, mögen dieselben rostralwärts oder caudalwärts gerichtet sein, von sich abgeben, so wäre es schon a priori anzunehmen, dass auch das rostrale Ende der Zellensäule sich so verhält. In dieser Voraussetzung habe ich mich denn auch nicht getäuscht, denn wie es Golgi'sche Präparate von Forellenembryonen erkennen lassen, ist es so. In die Fig. 40, die ja einem Karminpräparate einer erwachsenen Forelle entnommen ist, habe ich von drei Golgi'schen Präparaten embryonaler Forellen die geschwärzten Zellen und Fasern genau nach ihrer topographischen Lage eingetragen. Da erkennt man denn, dass sowohl Zellen aus dem Sulcus interencephalicus, also aus dem eigentlichen ventralen Ocolomotoriuskern (*2*, *3*), als auch aus dem Tuberculum impar superius (*1*) Achsencylinder, die zwar Anfangs fein sind, nachher aber breit werden, caudalwärts in das hintere Längsbündel entsenden. So habe ich es auch an lateralen Partien gefunden, und auch Weigert'sche Präparate (Fig. 64) bezeugen es nur zu genau, dass das hintere Längsbündel (*fp*) mit dem Tuberculum impar superius beginnt, denn das Bündel endet hier wie abgestutzt. Es ist also Fritsch und Mayser Edinger gegenüber Recht zu geben. Auch die Verhältnisse der zwei daraufhin untersuchten Haie, nämlich Scyllium und Mustelus,

[1] Auf Fig. 40 meiner Arbeit über die Hypophyse etc. (40) ist dies, obgleich nur an einem Karminpräparate, bei Mustelus ziemlich gut zu sehen.

sind wie die bei Salmo. Der Irrthum Edinger's ist auf eine einfache Weise erklärlich, denn dieser anerkannt gute Beobachter hat bloß Weigert'sche Präparate untersucht, an denen einzelne Fasern allerdings auch ventralwärts gegen die Pars infundibularis ziehen können, diese sind aber anderer Art. Derartige Fasern kommen in geringer Zahl vor und sind Netzfortsätze von großen Ganglienzellen aus dem Tuberculum impar superius (Fig. 40, *1*), die ventralwärts ziehend alsbald sich verästeln. Ich fand sie verhältnismäßig nur in geringer Zahl. Lange, nach rostralwärts gerichtete Netzfortsätze entsenden aber auch viele andere große Ganglienzellen des rostralen Vorderhornendes (Fig. 40, *2*), und in diesem Sinne mag Edinger auch Recht behalten.

Damit gelangen wir denn überhaupt auf das Gesammtverhalten des hinteren Längsbündels an. Vielfach lässt sich bei Forellenembryonen an Golgi'schen Längsschnittpräparaten beobachten, dass eine Ganglienzelle aus dem Ventralhorn zwei mächtige Fortsätze, einen nach rostral- und den anderen nach caudalwärts hin, in das hintere Längsbündel entsendet. In den meisten Fällen freilich lässt es sich nicht ermitteln, was mit diesen oft sehr mächtigen Fortsätzen, die nun Längsfasern des Bündels vorstellen, geschieht. Einmal aber sah ich ganz deutlich, dass der rostralwärtige Fortsatz einer solchen Zelle, deren einziger mächtiger Fortsatz in eine caudal- und eine rostralwärts strebende Längsfaser sich theilte (Fig. 50 *a*), nach längerem Verlauf innerhalb des hinteren Längsbündels in seine Endäste zerfiel (*r*), mithin ein Netzfortsatz war. Die caudalwärtige Faser (*k*) entzog sich in Folge des plötzlichen Aufhörens der Schwärzung der weiteren Beobachtung. Es giebt somit auch Längsfasern innerhalb des Längsbündels, die sich in ferneren Gegenden verästeln. Auch in dem ventralen Oculomotoriuskern begegneten mir solche lange Netzfasern (Fig. 40, *5*), deren Zusammenhang mit Zellen nicht ermittelt werden konnte. Aus diesen Beobachtungen geht aber hervor, dass das hintere Längsbündel sowohl zur Ganglienzelle centripetal als auch centrifugal leitende Fasern führt, wobei beiderlei Fortsätze sowohl nach caudal als auch rostralwärts zu gerichtet sein können. All dies ist ja freilich heute nichts Überraschendes und ist selbstverständlich, und von Interesse ist bloß, dass auch manche Netzfortsätze sehr lang sein können, lange Bahnen vorstellen und als solche weit von einander entfernt gelegene centrale Bezirke mit einander zu verbinden im Stande sind. So sind denn auch jene spärlichen Netzfortsätze zu

beurtheilen, die aus dem rostralen Ende der Ventralhörner im Tuberculum impar superius in die Pars infundibularis gelangen und sich in diesem wichtigen Knotenpunkte verästeln.

Nach dem, was über die Histologie der Ventralhörner bekannt ist, ist auch gewiss, dass solche Längsfasern, wie die eben besprochenen, vorher durch die Raphe oder durch die ventrale Kommissur des Rückenmarkes in die anderseitige Hirn- beziehungsweise Rückenmarkhälfte gelangend, dort alle die Beziehungen eingehen können, die sie auf der gleichen Seitenhälfte sonst eingehen, d. h. sie können, so weit sie centrifugale Achsencylinder sind, zu peripheren (gleichviel ob weiter caudal- oder rostralwärts und gleichviel ob eine Zelle einen oder mehrere Achsencylinder abgiebt) Wurzelfasern werden oder, sofern sie Netzfortsätze vorstellen, in der schon bekannten Weise entlegenere Distrikte im Ventralhorn oder Gegenden in anderen Centraltheilen mit der Zelle in Verbindung setzen. Hierfür gilt all das, was auch bereits in dieser Arbeit bezüglich der Nervenursprünge gesagt wurde. Und damit ist auch das eigentliche hintere Längsbündel als solches besprochen[1].

Dem hinteren Längsbündel wird innerhalb der Oblongata ein ventrales System zugezählt, dessen Verhalten durch Mayser am genauesten beschrieben ward. Es beginnt, wie er angiebt, »in einiger Entfernung von der hinteren Olive das hintere Längsbündel der Oblongata sich an seiner ventralen Seite mit mitteldicken Fasern zu verstärken«, und dieser mittlere und ventrale Abschnitt des hinteren Längsbündels ist es (l. c. pag. 287), der großentheils »vor dem Ocu-

[1] Unlängst hat Friedrich Mayer in Prag eine kleine Mittheilung (64) über den Bau des Centralnervensystems von Ammocoetes veröffentlicht. In dieser Arbeit wird der Nachweis dafür erbracht, dass aus den bekannten großen Ganglienzellen des metameren Hirns breite Längsfasern, »Neuriten«, für die hinteren Längsbündel entspringen und diese breiten Längsfasern mit den Müller'schen Fasern identisch sind. Für die drei ersten Paare dieser großen Ganglienzellen, und es sind wohl dieselben, die Mayer in das Mittelhirn versetzt, kann ich diesen Befund bestätigen. Diese Zellen gehören dem ventralen motorischen Bezirk an, wie dies gelegentlich der Erörterung der verschiedenen Bezirke bei Petromyzon weiter oben erörtert wurde. Manche von den in der Oblongata liegenden Riesenzellen des ventralen Bezirkes geben aber auch direkte Achsencylinder in Kopfnerven (Trigeminus) ab, wie ich dies weiter oben erwähnt habe. Dies scheint Mayer entgangen zu sein. — Wie sich die breiten Längsfasern weiter caudalwärts verhalten, wird noch zu eruiren sein, denn die Angabe Mayer's, diese Fasern seien eine »sekundäre Bahn« zwischen den Gehirnnerven und dem Rückenmark, ist gewiss keine genügende Beantwortung der Frage.

lomotoriuskern jene Kreuzung eingeht, aus der nach Fritsch die Homologa der Meynert'schen Linsenkernschlinge hervorgeht«. Die Nervenzellenansammlung, aus der nun diese gekreuzte Bahn hervorgeht, wird von Fritsch als Nucleus corticalis bezeichnet und soll nach ihm dort, wo das Tectum opticum von dem ventralen Hirntheil hinter dem sogenannten Corpus geniculatum externum sich erhebt, vor Fritsch's Linsenkern liegen. Nach Mayser liegt diese »Nervenzellenansammlung« »bei der Forelle nach außen und oben, beim Hecht mehr nach außen und vorn vom Nucleus rotundus Fritsch und hinten oben und außen vom Corpus genic. extr. Fritsch«, »an einer Stelle, wo sich das Tectum opticum von der Wand des III. Ventrikels erhebt«. Diese Ganglienzellen stellen aber »kein geschlossenes Ganglion vor und sind viel zu zahlreich, um etwa eine ausschließliche Endstation der Linsenkernschlinge Fritsch zu sein«. Die Fritsch'schen Kerne N. corticalis, N. lentiformis und Corpus geniculatum externum fasst Mayser ihrer Gesammtheit nach als Corpus geniculatum externum in weiterem Sinne zusammen und versteht »darunter weniger ein Homologon als eine wegen ihrer Lage und Beziehungen zum Opticus dem äußeren Kniekörper der Säuger analoge Masse«. »Als Ursprungsherd so differenter Bahnen« kann Mayser dieses diffuse Ganglion für kein »einziges gleichartiges Ganglion« halten. Denn hierher soll, wenn ich Mayser recht verstehe, auch sein Kern der absteigenden Trigeminuswurzel (l. c. pag. 306, Fig. 57) gehören; er sagt nämlich: »Die gekreuzten Fasern (und hier kann es sich bloß um die Lemniscuskreuzung Fritsch's handeln, Haller), die sich, wie Fritsch gefunden hat, zur absteigenden Trigeminuswurzel im engeren Sinne gesellen, lassen sich beim Karpfen sehr schön beobachten, ich habe aber nie gesehen, dass sie die Oblongata als peripherer Nerv verlassen.« Darum aber steht es wohl schief mit dieser absteigenden Trigeminuswurzel.

Es lag mir selbstverständlich viel daran, in diese Sache, in der eine gewisse Unklarheit herrscht, Ordnung zu bringen; ist mir dies nun auch nur zum größten Theil gelungen, und war es auch möglich, einige Annahmen meiner Vorgänger zu berichtigen, so ist es zur vollen Klärung bezüglich der Endigung der sogenannten Lemniscusbahnen caudalwärts doch nicht gekommen, und man wird sich bis auf Weiteres mit einer gestützten Annahme zufrieden stellen müssen.

Unter Nucleus corticalis verstehe ich bei der Forelle eine zwei- bis dreischichtige, stellenweise unterbrochene, also diskontinuirliche Reihe von größeren Ganglienzellen (Fig. 28, punktirte

schwarze Linie links, und Fig. 65 rothe unterbrochene Linie), welche hinter dem Corpus geniculatum Fritsch's (Fig. 28 *nc''*) und auswärts von dem vorderen Ende des dorsalen vorderen Bindearmes (*y*) beginnend, entlang der ganzen Erhebungsstelle des Tectum opticum vom ventralen Hirn (Fig. 13, 22 *nc*) bis weit in die hinterste Oculomotoriusgegend (Fig. 28 *nc*) reicht. An seinem rostralwärtigen Ende schiebt sich der Kern sogar etwas weiter medianwärts (Fig. 28 *nc*). Es handelt sich hier um eine Reihe aus dem Cortex opticus nach innen verschobenen Associationszellen, welche einen Konnex zwischen dem Cortex und motorischen Centren des metameren Hirns vermitteln. Sie dienen darum mehreren Bündelsystemen zum Ursprunge. Das erste dieser Bündelsysteme ist jenes gekreuzte Bündelpaar, das von Fritsch beschrieben und in sehr klarer Weise dargestellt wurde (l. c. Fig. 36).

Es ist bisher übersehen worden, dass von der Stelle des Nucleus corticalis, von der aus die gekreuzte Bahn oder Fritsch's Lemniscusbündel entspringt, auch ein Bündel ungekreuzter Fasern in das hintere Längsbündel sich begiebt. Die Ganglienzellen, aus denen sowohl die gekreuzten als auch die ungekreuzten Bündel entspringen, sind die vordersten im Nucleus corticalis, wie dies ja auch aus den Abbildungen Fritsch's (l. c. Fig. 36) und Mayser's (l. c. Fig. 57) deutlich hervorgeht. Das gekreuzte Bündel (Fig. 65 *L*) entspringt vor dem ungekreuzten (*L'*); beide ziehen alsdann, in Form lockerer Fasermassen von dorsal- nach ventralwärts gerichtet, medianwärts. Die gekreuzten Bündel beider Seitenhälften treffen sich dann in der sogenannten Lemniscuskreuzung (Figg. 20, 40, 41, 65 *L*) und begeben sich dann in den Funiculus l. posterior. Sowohl das gekreuzte als auch das ungekreuzte Bündel liegen dorsal von dem Funiculus retroflexus (Fig. 20 *fh*), wie das übrigens für die gekreuzte Bahn bereits von Anderen richtig angegeben ward, und führen breite markhaltige Nervenfasern in sich, die zwar in der Weite ihres Kalibers etwas differiren, im Allgemeinen aber ziemlich gleich breit sind.

Nur sehr schwer lassen sich die Ganglienzellen des Nucleus corticalis schwärzen, besonders bei adulten Thieren, doch erhielt ich von älteren Embryonen einige wenige, doch gut geschwärzte Zellen. In den Figg. 28 und 29 (*nc'*) trug ich je eine solche von einem Embryo herrührende geschwärzte Zelle ein. Dieses Mal hatten die Zellen zwei oppositipole mächtige Fortsätze — das eine Mal auch noch einen kurzen Netzfortsatz —, von denen einer in das ungekreuzte beziehungsweise gekreuzte Bündel sich begab, wo dann die Schwär-

zung plötzlich unterbrochen war, der andere — beziehungsweise anderen — aber in der mittleren grauen, ganglienzellenreichen Schicht des Cortex lobi optici sich in seine Endäste auflöste. Dass diese Zellen wohl in den meisten Fällen zwei mächtige oppositipole Fortsätze neben anderen kurzen Fortsätzen besitzen, scheint mir auch nach Karminpräparaten wahrscheinlich, da dort diese Zellen zumeist mehr oder weniger spindelförmig sind.

Haben wir nun auch Aufschluss über den Ursprung der gekreuzten und ungekreuzten Bündel erhalten, so wissen wir doch nichts Sicheres über das Verhalten des langen Fortsatzes der Ursprungszellen innerhalb des hinteren Längsbündels. Werden sie zu peripheren Nervenfasern metamerer Cerebralnerven oder enden sie innerhalb des ventralen metameren Hirns? Eine dritte Möglichkeit ist ja nicht vorhanden. Aber auch jene Frage scheint mir zur Zeit eine offene zu sein, in welchem Theil der hinteren Längsstränge innerhalb der Oblongata diese Fasern verlaufen. Nach Weigert-schen Sagittalschnitten kommt es mir auch so vor, dass die meisten Fasern der zwei Bündelpaare in den ventralen Theil des Funiculus posterior gerathen, welcher bekanntlich in der Oblongata bald vor der sogenannten unteren Olive in der vorderen Vagusgegend ventralwärts in diesem Bündelpaar auftritt (Fig. 4 *fp'*). Ich habe auch weiter oben, bei der Besprechung der vorderen Trigeminusgegend, eine Menge feiner, parallel über einander lagernder Netzfortsätze (Fig. 50 *α*) von Ganglienzellen des Ventralhornes oder des ventralen Trigeminuskernes beschrieben, die sich in diesem Abschnitt der hinteren Längsstränge auflösen; dieser Befund ist für das Verständnis des Verhaltens von dem gekreuzten und ungekreuzten Bündel aus dem N. corticalis von einiger Bedeutung.

Es ist ja allerdings richtig, dass die Meinung, diese Bündel würden zu peripheren Wurzelfasern, was jedoch durch Niemand gesehen wurde, und eben darum die Meinung Fritsch's und Mayser's, es seien absteigende Trigeminuswurzeln (mit demselben Rechte könnten sie ja auch Acusticus etc. -Wurzeln sein), verwerflich ist, nicht widerlegt, doch meiner Ansicht nach durch einen gewichtigen Umstand geradezu unwahrscheinlich gemacht wird. Es liegen nämlich die Zellen des Nucleus corticalis in ausgesprochen sensorischen Gebieten, von wo aus doch keine motorische Faser entspringen wird. Dieses Verhalten aber bestimmt mich zu folgender Annahme. Die caudalwärtigen Fortsätze der betreffenden Zellen des Nucleus corticalis, oder die Fasern des gekreuzten und ungekreuzten soge-

nannten Lemniscusbündels, sind sehr lange Netzfortsätze, die hauptsächlich in der Gegend des ersten Trigeminus (aus dem oben angeführten Grunde) sich verästelnd, mit Netzfortsätzen der motorischen Ganglienzellen des Ventralhornes in Verbindung treten. Hierdurch wird eine Associationsbahn zwischen dem vordersten Theil des Lobus opticus und motorischen Centren metamerer Kopfnerven durch die Vermittelung jener Ganglienzellen des Nucleus corticalis hergestellt. Darum möchte ich die gekreuzte oder FRITSCH's Lemniscuskreuzung (Ansa nuclei lentiformis), MAYSER's gekreuzter Theil des hinteren Längsbündels, und die hinter ihr liegende ungekreuzte von nun an als die gekreuzte und ungekreuzte rostroventrale Associationsbahn des Tectum opticum nennen.

Hier angelangt, mögen die übrigen Associationsbahnen des Lobus opticus erörtert werden. Als untere Pyramide der Autoren beschreibt MAYSER (FRITSCH trennt dies Bündelpaar an dessen Kreuzung von der Commissura ansulata nicht) ein Bündelpaar, das seiner Lage nach genau den Pyramiden der Säuger entspricht und somit an den Seiten der Raphe eine ventralste Lage einnimmt. Diese Bündel sollen zwischen den vorderen Abschnitten der sogenannten unteren Oliven, »und zwar unter der sich daselbst vollziehenden Kreuzung«, entstehen. »Im Verlauf nach vorn nehmen sie langsam aber stetig an Größe zu, ohne dass man erfahren könnte, woher der Faserzuschuss eigentlich kommt. Im Mittelhirn umgeben sie das Ganglion interpedunculare von beiden Seiten und durchsetzen die Kreuzung des intermediären Systems, indem sie sich daselbst dabei in einem nach vorn spitzigen Bogen kreuzen. Nach der Kreuzung liegen sie, meist in mehrere Bündel getheilt, ziemlich horizontal und parallel dem hinteren Antheil der Commissura ansulata vor den austretenden Augenbewegungsnerven nach außen und oben und treten ins Tectum über« (l. c. pag. 348—349). Sie bilden den vorderen Theil der Commissura ansulata.

Diese Beschreibung des Bündelpaares ist im Allgemeinen eine ganz richtige. Auch nach meinen Beobachtungen beginnt dieses Bündelpaar vor der sogenannten unteren Olive, die ich einstweilen aber als die ventromediale Zellgruppe bezeichnet hatte (39), und welche paarige Zellgruppe bei der Forelle in der vorderen Vagusgegend (39, Fig. 1 *n*, *n'*) liegt. Dass einzelne Fasern aus diesen Bündeln bis an diese Kerne reichen, mag schon sein, doch tritt das Bündel als solches, fest neben dem Septum medium ventrale gelegen, erst in der hinteren Trigeminusgegend auf (Figg. 4, 7 *vsb*), und

in der Acustico-Facialisgegend (Fig. 3) ist von demselben noch nichts zu sehen, doch wäre ja immerhin möglich, dass einzelne Fasern hier noch von demselben sich vorfinden. Von der hinteren Trigeminusgegend, also gleich von seinem Auftreten an, nimmt das aus feinsten Fasern gebildete Bündelpaar allmählich an Dicke zu (Fig. 8, 9 *vsb*) und erreicht in der hinteren Trochlearisgegend eine ansehnliche Dicke (Fig. 10 *vsb*). In der vorderen Trochlearisgegend (Fig. 11), wo das Bündelpaar (*vsb*) jederseits fest unter dem Ganglion interpedunculare (*ipd*) gelegen ist, beginnt es, entsprechend der Biegung des Hirnbodens, nach aufwärts zu steigen an (Fig. 64 *vsb*) und führt hier bereits breitere Fasern als weiter caudalwärts. Noch weiter rostralwärts, in der hinteren Trochlearisgegend (Fig. 12), ist die Aufwärtsbiegung eine noch intensivere. Jedes Bündel durchsetzt hier die Commissura ansulata ant. (Fig. 64 *can*) und kommt auf diese Weise in den vordersten Abschnitt derselben (Fig. 40 *can''*) zu liegen, wo es in der schon bekannten Weise unter spitzem Winkel mit dem der anderen Seite sich vollständig kreuzt (Fig. 66 *vsb'*). In dem Winkel, den das Bündel der einen Seite mit dem nun nach der Kreuzung herübergelangenden der anderen Seite bildet, zieht der Oculomotorius (*III*) nach unten und außen. Sofort nach der Kreuzung zerfällt jedes Bündel in einen geringeren medialen und einen umfangreicheren lateralen Theil. Letzterer (*v*) zertheilt sich wieder in mehrere Bündelabschnitte, die, lateralwärts ziehend, nachdem sie das aus dem Cortex opticus nach vorwärts ziehende mächtige Bündelsystem (*op*) gekreuzt haben, in den medialen Abschnitt des Cortex gelangen und sich dort zersplittern. Das innere Bündel (*v'*) zieht nach vorn und erreicht sofort den ventralen Theil des Thalamusabschnittes in dem Zwischenhirn (*o'*), um sich hier spindelförmig zu zerstreuen.

Das Bündelpaar also, das ich seiner wahren Bedeutung nach als die ventrale Associationsbahn des Tectum opticum bezeichne, entspringt somit aus dem Cortex opticus und dem ventralen Theil der Pars thalamica des Zwischenhirns. Auf Golgi'schen Präparaten ließ sich feststellen, dass nicht nur einzelne Ganglienzellen in der unteren Ganglienzellschicht des Cortex einen ihrer Fortsätze den einzelnen Bündelabschnitten der Associationsbahn beimengen, sondern auch Fortsätze mancher Zellen des Nucleus corticalis an der Vermehrung der Bündelelemente sich betheiligen. In der ventralen Pars thalamica des Zwischenhirns sind es die stärksten caudalwärts gerichteten Fortsätze der Ganglienzellen, die, sich allmählich zu einem Bündel (Fig. 66 *v'*) vereinend, in die Kreuzung eingehen.

Alle Fasern sind vor der Kreuzung markhaltig, da sie sich mit der Weigert'schen Methode gut darstellen lassen, und auch nach der Kreuzung sind sie bis etwa zur vorderen Trigeminusgegend recht ansehnliche Fasern, wohl mit Markscheiden versehen. Dass das nach der Kreuzung ansehnliche Bündel je weiter caudalwärts, um so schmächtiger wird, lässt sich daraus erklären, dass sämmtliche Fasern, sowohl die aus dem Thalamusabschnitte wie jene aus dem Tectum, lange Netzfortsätze von Ganglienzellen sind, und bald nach der Kreuzung schon beginnen, durch Abgabe von Seitenästen sich zu schwächen. Es gelangen einzelne Seitenäste auch in das Ganglion interpedunculare und verästeln sich in dessen feinem Netzwerk. Dies ist besonders in dem hinteren Abschnitt des Ganglion interpedunculare schon an Weigert'schen Präparaten (Fig. 66) erkenntlich, an Golgi'schen stets deutlich. Von nun an erfolgt die Verästelung der Fasern, wie ich dieses aus Golgi'schen Längsschnitten ersehe, fortwährend, und daher kommt es denn, dass das Bündel zum Schlusse nur noch sehr feine, marklose Endäste oder solche, die doch bald zu solchen werden, enthält. Da die Verästelung in der nächsten Nähe des Bündels erfolgt, da ferner auch manche Endäste von Ganglienzellen des Unterhornes sich in dem Bündel verästeln (Fig. 50, *13*), so ist wohl anzunehmen, dass auch diese Associationsbahn gleich der rostralen Opticus-Associationsbahn den Sehnerven in Associationskonnex mit motorischen Gebieten der Oblongata bringt, nur in noch innigerem wie die rostrale Opticus-Associationsbahn es thut, denn es nimmt ja auch der Thalamusabschnitt an dieser Verbindung Antheil.

In welcher Beziehung der ventromediale Zellenkomplex mit dieser Associationsbahn steht, blieb mir unbekannt; möglich, ja sehr wahrscheinlich ist es sogar, dass die letzten Fasern bis zu jenem Kern reichen und somit auch dieses mit dem Ursprungsgebiet des Bündels in Konnex bringen.

Unter der Reil'schen Schleife (Lemniscus Reili, auch Olivenstrang, Tiedemann) versteht Mayser ein System von Bündeln, welche, auf jeder Seite nach aufwärts steigend, »von der äußeren Oberfläche der Mittelhirnbasis weg direkt ins Tectum aufsteigen«. Hier durchbrechen sie theilweise auch den Torus semicircularis. Die für die hinteren Abschnitte des Tectum bestimmten Fasern verlaufen mehr oberflächlich, die für die rostralen Theile mehr innerlich in der Mittelhirnbasis, »und zwar im Wesentlichen unten und außen vom Funiculus lateralis«. Es sollen aber auch von der inneren Seite

des Funiculus lateralis (innere Längsbahn, mihi) Fasern in diese Bahn übergehen.

Die Commissura ansulata, welche nach Mayser eine exquisite Kreuzung ist, wird außer der »unteren Pyramidenbahn« noch durch das »intermediäre System« gebildet, welches »zwischen dieser und dem Lemniscus gelegen ist«. Dieses System tritt nach Mayser zuerst »als mäßig starkes und wenig geschlossenes Bündel« in der vorderen Oblongata auf und dürfte nach ihm bezüglich der Herkunft mit der »Schleife« übereinstimmen. Die Bündelsysteme beider Seiten kreuzen sich unmittelbar hinter dem austretenden Oculomotorius und gelangen dann gemeinsam mit dem Bündel der »Schleife«, den Torus semicircularis durchsetzend, »in die vorderen Partien der Tectumseitenwand«. »Diese Kreuzung bildet den hinteren Theil der Commissura ansulata der Autoren. In sie drängen sich . . . auch Bündel aus dem Kleinhirn, beziehungsweise der Valvula und dem Übergangsganglion, sowie aus dem Bindearm ein.« Wenn es sich durch direkte Beobachtungen auch nicht nachweisen lässt, so scheint es Mayser doch wahrscheinlich, dass ein ansehnlicher Theil der oben angeführten Fasersysteme »im Torus semicircularis ihr nächstes Ende findet«.

Dass Mayser so viele Fasersysteme den Torus semicircularis durchsetzen oder in demselben enden lässt, rührt daher, dass er ventralwärts dem Torus ein viel zu ausgedehntes Gebiet zurechnet, als dies thatsächlich gestattet ist. Ich stelle ventralwärts die Grenze des Torus, entsprechend den thatsächlichen Verhältnissen, viel höher wie meine Vorgänger und lasse den Torus mit der ventralsten Zellenreihe desselben enden und ihn dort durch den ventralen vorderen Bindearm (Fig. 19 *y*) und die innere Lateralbahn (*ill*) begrenzen. Fasst man die Begrenzung richtigerweise so auf, so durchsetzen jene Systeme den Torus nie, noch enden sie in demselben, sondern solche Angaben bezögen sich dann auf subtorale Gegenden.

Für jene Systeme, die aus den Lobi optici oder dem »Mittelhirndach« entspringen und von dort in die Oblongata ziehen, beziehungsweise dort entspringen und im »Mittelhirndach« endigen, giebt es in der Litteratur eine summarische Bezeichnung: tiefes Mark. Dieses wird durch Edinger (19, pag. 105) eingetheilt in die Tractus tecto-spinales und tecto-bulbares. »Das Tectum mesencephali ist im Wesentlichen Ursprungs- und Endganglion für die beiden erwähnten Faserarten« (pag. 107).

Auch die Verhältnisse bei den Knochenfischen stützen dieses allgemeine Bild. Was vor Allem die »Reil'sche Schleife« betrifft,

so sind Mayser's Angaben nur bis zu der Commissura ansulata richtig, von dort an nach caudalwärts aber entsprechen sie, wie aus dem Folgenden ersichtlich ist, nicht dem Thatsächlichen.

Die Reil'sche Schleife nenne ich, da diese Bezeichnung das wahre Verhalten des Längssystems nicht ausdrückt, die ungekreuzte, und die durch Mayser als intermediäres System bezeichnete Faserbahn die gekreuzte laterale Associationsbahn des Tectum opticum; beide gehören aber zu einem und demselben Längssystem gerade so, wie die gekreuzte und ungekreuzte rostroventrale Associationsbahn des Tectum opticum zusammengehören, und man kann darum nicht recht den gekreuzten Theil von dem ungekreuzten getrennt behandeln. Schon bei Gelegenheit der Besprechung des Ursprunges vom Oculomotorius habe ich gewisser Fasern aus dem Tectum opticum Erwähnung gethan, die in dem Torus semicircularis (Fig. 60, *12*) oder in der Gegend unterhalb der inneren Längsbahn (*13*) sich verästeln. Auch habe ich nachgewiesen, dass diese Fasern direkt aus Ganglienzellen des Tectum opticum herrühren (Fig. 56, *8*, *9*). Andere Fasern gleicher Art (Fig. 60, *14*, *14'*) ziehen auf die anderseitige Hirnhälfte hinüber und verästeln sich gleichfalls in dem von mir als gemischtes System (*M*) bezeichneten Gebiete. Auch habe ich ungekreuzte Fasern aus dem Tectum beschrieben, die (Figg. 29, 54, 55 *amb'*), ventralwärts vom Torus hinziehend, bis zu dem runden Abschnitt des oberen runden Trochleariskernes gelangen und sich in demselben verästeln. Alle diese Faserarten gehören dem ungekreuzten oder gekreuzten Theil der lateralen Associationsbahn des Tectum opticum an. Solche Fasern, mögen sie ungekreuzt oder gekreuzt sich weiter verhalten, gelangen in kleinere Bündel vereinigt vom Tectum aus medianwärts (Figg. 11, 12 *amb'*, *amb*), enden aber selbstverständlich nicht in derselben Querebene und müssen somit zu Längsfasern verschiedener Länge werden. Die Fasern sind aber nur ein kleines Bruchstück von dem mächtigen Fasersystem; es sind eben diejenigen Fasern, welche die nächsten Gegenden mit dem Tectum opticum in Konnex setzen; diejenigen Fasern aber, welche mehr caudalwärtige Theile des metameren Hirns zu erreichen haben, werden zu längeren Längsfasern. Solche Faserkomplexe (Figg. 28, 29 *amb*) ziehen dann in der vorderen Oculomotoriusgegend entweder medianwärts und bilden nach erfolgter Kreuzung den hinteren und zum Theil auch den vorderen Abschnitt der sogenannten Commissura ansulata (Fig. 19 *can*; Fig. 33; Fig. 65 *amb*), oder aber sie begeben sich ganz lateralwärts und gelangen unge-

kreuzt von rostralwärts nach caudalwärts. Hieraus ist ersichtlich, dass der gekreuzte Theil dieses Systems mehr rostralwärts in die ventralen Gebiete des metameren Hirns gelangt, während die ungekreuzte Partie (Fig. 11 *amb''*) noch mehr caudalwärts zu gelangen hat, um dasselbe Gebiet zu erreichen. Hauptsächlich die ungekreuzte Partie ist es dann, welche von der hinteren Oculomotoriusgegend bis an die vordere (rostrale) Trigeminusgegend eine von oben und vorn breite, nach caudal- und ventralwärts zugespitzte, sich verjüngende lateralste Schicht um das jederseitige ventrale Mark herum bildet (Figg. 9, 10 und 33—37 *amb'*), und welches Mayser richtig beschrieben hat.

Es wirft sich nun die Frage auf, wie verhält sich das besprochene Längssystem in dem ventralen Theil des metameren Hirns? Von dem ungekreuzten Theil können wir, da sein Verlauf gut ersichtlich ist, angeben, bis wohin er reicht, nämlich, wie eben erörtert wurde, bis in die Trigeminusgegend hinein, womit freilich nicht behauptet werden soll, dass sämmtliche Fasern hier enden würden, denn es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass ein kleiner Theil der Fasern in sporadischer Vertheilung in den lateralen Theilen der Oblongata noch weiter caudalwärts gelangt, um zum Schlusse eine Gegend mit dem Tectum opticum in Konnex zu setzen, die (Figg. 42, 46 *α*) durch das Auflösen von Netzfortsätzen von Ganglienzellen aus Kernen des Trigeminus, Acustico-Facialis und der Vagusgruppe von großer Bedeutung ist. Der gekreuzte Theil zertheilt sich in kleineren Bündeln innerhalb jenes Gebietes vom gemischten System des metameren Hirns (Figg. 12, 13, 60 *M'*), und darum ist es auch direkt nicht bestimmbar, bis wohin seine Endfasern reichen; da jedoch das gemischte System mit der vorderen Trigeminusgegend aufhört (Fig. 10), so kann das Gros des gekreuzten Theiles auch nicht weiter reichen und es würden dann die Ausdehnungsgebiete des gekreuzten und ungekreuzten Theiles vom System zusammenfallen.

Eine zweite Frage ist, wie enden und beginnen die Fasern dieses Systems?

Wenigstens für einen Theil dieser Fasern kann mit Sicherheit angenommen werden, dass sie sich so verhalten, wie jene aus Ganglienzellen entspringenden in dem Torus semicircularis oder in dem runden oberen Theil des oberen Trochleariskernes sich verzweigenden, dass somit ein Theil dieser Fasern lange Netzfortsätze von Ganglienzellen des Tectum sind. Damit ist freilich nicht gesagt, dass außer diesen centripetal in das Tectum leitenden Fasern sich inner-

halb des Systems nicht auch andere vorfinden könnten. Diese wären dann Netzfortsätze von caudalwärts gelegenen Ganglienzellen aus verschiedenen Kernen, mit denen dieses System sich verbindet, denn dass solche Fasern existiren, fordert schon der theoretische Gesichtspunkt a priori.

Während somit, dies das Resultat unserer Erörterung, die rostroventrale und die ventrale Associationsbahn des Tectum opticum dieses mit Gebieten des ventralen motorischen Kernes (Kernsäule) in Verbindung setzen, bringt das laterale Associationssystem denselben hauptsächlich mit Gebieten des oberen motorischen Kernes in Konnex. Hierfür sprechen manche der angeführten Befunde.

Zu den caudalwärts ziehenden Associationsbahnen des metameren Hirns gehören noch zwei Fasersysteme, die wir zum Theil schon besprochen haben. Das eine steht, da es aus dem Torus semicircularis entspringt, dieser aber als ein bei den Knochenfischen sich specialisirter Abschnitt sensorischen Gebietes erkannt wurde, den Fasersystemen aus dem Tectum opticum sehr nahe. Speciell schließt es sich dem nichtgekreuzten Theil der lateralen Associationsbahn an (Fig. 61 *llt*). Es ist dies ein Fasersystem, welches in Form einzelner Bündel schon im rostralen Theil des Torus sich zu sammeln beginnt und dort (Fig. 60 *lt*, Fig. 13), in mehreren Reihen angeordnet, den Torus ventralwärts begrenzt. Diese Bündel liegen lateralwärts von der äußeren Lateralbahn (*ill*). In der hinteren Oculomotoriusgegend (Fig. 12) vereinigen sich diese Bündelchen zu einem einzigen runden Bündel (*lt*), das nun weit entfernt von der Lateralbahn (*ill*) ist. Noch weiter caudalwärts verschwindet dieses Bündel; es fehlt bereits in der vorderen Trigeminusgegend; in der Trochlearisgegend ist es noch vorhanden (Fig. 11 *lt*).

Dieses Bündel, das den Namen Associationsbahn des Torus semicircularis verdient, besteht aus langen Netzfortsätzen von Ganglienzellen des Torus, doch möchte ich die Frage unentschieden lassen, ob nicht auch aufsteigende lange Netzfortsätze aus caudalwärtigen Theilen in dem Bündel enthalten sind.

Eine zweite Längsbahn ist jene aus dem oberen motorischen Oculomotoriuskern, der ja bereits weiter oben ausführlicher besprochen wurde. Sie sammelt sich aus diesem Kern (Fig. 28 *III.mk.p''s*) und zieht caudalwärts, um sich (Fig. 62 *p''s''*) der inneren Lateralbahn anzuschließen. Sie ist wohl nicht direkt in die Kategorie der obigen Bahnen zu stellen, denn da die Lateralbahnen, zum größten Theil

kurze Bahnen darstellend — wie ich dies in meiner Rückenmarksarbeit (40) für die Lateralstränge im Rückenmark nachgewiesen habe —, außer Wurzelfasern auch direkte Verbindungsbahnen zwischen Zelle und Zelle für das mittlere Kerngebiet führen, so werden auch die Fasern aus dieser Längsbahn in diesem Sinne zu beurtheilen sein.

Das motorische Gebiet des Rückenmarkes führt außer den bereits besprochenen hinteren Längsbündeln noch drei Längsbahnen. Es sind dies die innere und äußere Lateralbahn und die ventrolaterale Längsbahn.

Die ventrolaterale Längsbahn gehört auch zu den Bahnen, deren Ursprung zum Theil wenigstens bis in das Rückenmark hineinreicht, doch tritt sie als wohlumschriebene Bahn erst in der Vagusgegend auf (39, Fig. 1 *vll*). Hier wie überall, ist sie ein lockeres, aus zum Theil markhaltigen Fasern gebildetes Bündel, das seine Lage stets ventral vom Ventralhorn (Figg. 3, 4 *vll*) hat. Sie konstruirt sich, wie wir dies bereits von dem Abducensursprunge her wissen, zum Theil aus Fortsätzen mancher Ganglienzellen des Ventralhornes beider Seitenhälften und eben so aus solchen von Ganglienzellen des oberen motorischen Kernes (beziehungsweise eingeschobenen Kernes) besonders in der Vagusgegend (40, Figg. 19, 20). Ein Theil ihrer Fasern gelangt, wie dieses bei der Beschreibung des Abducensursprunges angegeben ward, sofern er von Achsencylindern gebildet wird, als ab- und aufsteigende Wurzel in den Abducens, ihr Endtheil aber zersplittert sich und endet im gemischten Längsfasersystem des metameren Hirns. Es sind dies lange Netzfortsätze.

Die beiden Lateralbahnen setzen sich zu einem Theil als Fortsetzung des jederseitigen Lateralstranges zum größten Theil in Form kurzer Bahnen aus dem Rückenmark in die Oblongata fort und zerfallen erst innerhalb der Oblongata in eine äußere und in eine innere Portion, die in der Vagusgegend zuerst von einander durch den äußeren ventrolateralen Querstrang getrennt werden (3). Die innere Portion nannte ich die innere, die äußere die äußere Lateralbahn. Beide Längsbahnen geben in der Oblongata aus sich Wurzelfasern in die metameren Kopfnerven ab, sofern motorische Wurzeln in Betracht kommen, doch wohl nicht in ganz gleichem Maße. In die Vagusgruppe entsenden beide Bahnen Fasern in gleicher Zahl, in die Trigeminusgruppe hauptsächlich die äußere Lateralbahn, und diese ist es auch, die zum Schlusse mit ihren Achsencylindern ganz in die Wurzel des ersten Trigeminus (daher von früheren Autoren auch die aufsteigende Trigeminuswurzel genannt) gelangt. Während die

vordersten ihrer Netzfortsätze, in der vortrigeminalen Gegend sich noch eine Strecke der inneren Lateralbahn anschließend, sie verstärken (Fig. 10), lösen sie sich dann in dem gemischten System des metameren Hirns völlig auf (Fig. 11). Für den Verlust ihrer Fasern, die als Wurzelfasern in die metameren Kopfnerven gelangen, beziehen sie auch innerhalb der Oblongata Ersatzfasern sowohl aus dem Vorderhorn als auch aus dem eingeschobenen Kern oder, was dasselbe heißt, aus beiden motorischen Kernsäulen. Für die Einzelheiten verweise ich auf die Beschreibung der Ursprungsverhältnisse der metameren Kopfnerven. Der wesentlichste Unterschied zwischen beiden Bahnen ist der, dass während die äußere Längsbahn rostralwärts die Trigeminusgegend nur um Weniges überschreitet und dann völlig aufhört, die innere Längsbahn sich rostralwärts weiter erstreckt und, wie schon erwähnt wurde, erst mit, doch auch etwas vor dem rostralwärtigen Ende des Torus semicircularis aufhört (Figg. 61, 65 *ill*). In der Trochlearisgegend, unterhalb und ventralwärts von dem runden Trochleariskern gelegen (Fig. 11, 54 *ill*), behält er diese Lage in der Oculomotoriusgegend bei (Fig. 12 *ill*) und liegt hier ventralwärts von dem vorderen oberen Bindearm (*y*); dadurch aber, dass letzterer sich in Folge topographischer Veränderungen etwas nach ventralwärts neigt und die innere Längsbahn etwas nach außen und dorsalwärts rückt, kommen die beiden in der Gegend des Oculomotoriusabganges schon ziemlich neben einander zu liegen (Fig. 13), die innere Lateralbahn stets lateralwärts. In der vorderen Oculomotoriusgegend (Figg. 19, 29) befinden sie sich in gleicher Lagerung, doch ziemlich fest neben einander. Etwas weiter rostralwärts, in der Gegend der Tubercularkreuzung (Fig. 20), fehlt bereits die innere Lateralbahn und ihre Stelle wird durch kleine, neben einander liegende Bündel ersetzt. Sie, die überall aus vielen Einzelbündeln gebildet wird, verliert in der Trochlearisgegend in Folge von Abgabe vieler Wurzelfasern etwas an Mächtigkeit, wird aber dann wieder etwas ansehnlicher, was dafür spricht, dass sie auch hier Verstärkung erhält, und wird in Folge von Abgabe zahlreicher Wurzelfasern in der Oculomotoriusgegend (Fig. 60) von hier an wieder etwas schmächtig.

Es handelt sich nun darum, zu wissen, wie die innere Lateralbahn ihr Ende rostralwärts findet. Es ist schon für die Oculomotoriusgegend gezeigt worden, dass collaterale Netzäste, oder möglicherweise schon lange Netzfortsätze aus der inneren Lateralbahn in ihre nächste Umgebung ausstrahlen (Fig. 60, *18*, *18'*), um sich dor

zu verästeln. Je weiter rostralwärts, um so zahlreicher sind solche Netzfasern, bis endlich das bloß aus Netzfasern noch bestehende rostrale Ende der Bahn in zahlreiche kleine Bündel zerfällt, die sich immer mehr zersplittern und sich zum Schlusse ganz auflösen. Das Endgebiet hierfür ist jederseits das vordere Ende des Torus semicircularis (Fig. 20 *p'*), die nächste Gegend vor demselben, jene neben der Commissura posterior (Figg. 61, 65 *ill*), ferner begeben sich einzelne Bündel (Fig. 29 *w*) auch bis zu jener Gegend, welche als Thalamusgegend des Zwischenhirns zu betrachten ist. Dies ist ein Gebiet, das die rostralwärts leitende innere Lateralbahn[1] mit zahlreichen wichtigen Gebieten des postchordalen Hirns (die metameren Kopfnerven) vermittels des centralen Nervennetzes in Verbindung setzt.

Die beiden Lateralbahnen sind somit keine verschiedenartigen Längsbahnen, sondern bilden bloß zwei Abtheilungen eines und desselben Längssystems, die bei den Selachiern und Cyclostomen von einander sich gar nicht trennen und in dieser Form bloß eine Eigenthümlichkeit der Teleostier sind. Die äußere Lateralbahn ist jener Theil des Systems, der rostralwärts früher sein Ende findet.

Ein anderes System von kurzen Bahnen ist das gemischte Längssystem des metameren Hirns. Sein erstes Auftreten caudalwärts kann beiläufig in die vordere Trochlearisgegend verlegt werden. Hier (Fig. 11) tritt es zuerst in Form eines eingestreuten, somit ganz diffus in grauer Substanz einlagernden Längsbündelkomplexes (*M'*) zwischen dem hinteren Längsbündel (*fp*) und der inneren Lateralbahn (*ill*) jederseits an jener Stelle auf, an der caudalwärts die dort umfangreiche innere Lateralbahn (Fig. 9 *ill*) gelegen

[1] Dass Fasern aus dieser Bahn durch die Commissura posterior hindurch in die anderseitige Hirnhälfte gelangen, oder dass caudalwärts verlaufende Fortsätze von benachbarten Ganglienzellen in die Bahn eintreten würden, habe ich nicht beobachtet. Ich führe dies bloß an, weil Friedrich Mayer in seiner vorläufigen Mittheilung über das Hirn von Ammocoetes (64) direkte Ganglienzellfortsätze aus dem »Mittelhirn« anführt, die durch die Commissura posterior hindurch sich caudalwärts begeben und in die Oblongata gelangen sollen. Es werden dies aber offenbar Netzfasern sein, die mit der inneren Lateralbahn nichts zu schaffen haben und entweder mit dem gemischten System oder möglicherweise mit rostro-ventralen Associationsbahnen des Tectum, wohin sie eigentlich gehören, nach caudalwärts in das sogenannte tiefe Mark gelangen. Das Erscheinen der definitiven Arbeit ist aber unbedingt abzuwarten, woraus zu ersehen sein wird, wie weit die schematischen Abbildungen Mayer's Beachtung verdienen.

hatte. Je weiter rostralwärts, um so zahlreicher werden die eingestreuten kleinen Längsbündel in dem System (Fig. 12 *M'*), zwischen denen zahlreiche kleine Ganglienzellen einlagern. In der Gegend des Oculomotoriusabganges nehmen die Bündel auch an Breite zu (Fig. 13 *M'*). In gleicher Fülle sind sie auch noch in der Gegend der Commissura ansulata vorhanden (Fig. 19 *M'*), doch nimmt die Zahl und Breite der Bündel von hier an nach rostralwärts zu ab (Figg. 20, 21), und so erreicht nur der größere Theil von ihnen die Commissura posterior (Fig. 22 *M'*). An Längsschnitten lässt es sich feststellen, dass Fasern in das gemischte System auch aus der Trigeminusgegend sich sammeln (Fig. 35 *M'*).

So zieht denn dieses Längsbündelsystem, von hinten nach vorn an Faserzahl zunehmend, bis zur Commissura ansulata, dann aber abnehmend, bis in die Gegend dieser Kommissur (Figg. 62, 63, 64 *M'*) hin. Der Grund aber, warum die Faserzahl des gemischten Längssystems hinter der Commissura ansulata abnimmt, rührt daher, dass ein guter Theil von demselben, vor (also rostralwärts) der Kommissur ventralwärts liegend (Fig. 63 *m*), in das Vereinigungsgebiet der Pars infundibularis (*vg*) gelangt und dort endet. Ein anderer Theil der Fasern endet hinter der Commissura posterior (Fig. 66 *M'*), und an dieser Kommissur angelangt (Fig. 65), kreuzen sich die noch übrigen Fasern in derselben und bilden auf diese Weise den hinteren Abschnitt (*M**) der Kommissur in der bekannten Weise.

Die Fasern des gemischten Systems stammen aus sehr verschiedenen Gegenden und bestehen sowohl aus rostralwärts als auch aus caudalwärts leitenden Stücken. Unter ihnen giebt es gekreuzte und hinter der Commissura ansulata auch ungekreuzte Fasern, die als kürzere Leitungsbahnen aus dem Tectum opticum herrühren. Dies geht schon daraus deutlich hervor, dass bei den Haien, speciell bei Scyllium (Fig. 67), die Faserbündel der ungekreuzten lateralen Associationsbahn des Tectum opticum sich bis zur Unkenntlichkeit mit jenen des gemischten Systems (*M'*) vermengen, wie denn überhaupt hier eine Trennung dieser Längssysteme von einander erst in der Trochlearisgegend erfolgt und eine schärfere Trennung während des ganzen Verlaufes unter den Anamniern meines Wissens nach nur bei den Knochenfischen sich vollzieht.

Von mir direkt nicht beobachtete caudalwärtig leitende Netzfortsätze dürften sich aus der Thalamusgegend des Zwischenhirns diesem Systeme anschließen. Auch Netzfortsätze aus dem Ver-

einigungsgebiet der Pars infundibularis gerathen in das System, doch wie weit sie caudalwärts ziehen, blieb mir unbekannt.

Von caudal- nach rostralwärts ziehenden gekreuzten und ungekreuzten Fasern wäre eine ansehnliche Anzahl aus der Trigeminusgegend (Fig. 35) zu nennen, die wohl aus allen Längszügen der Medulla oblongata und aus Ganglienzellen der verschiedensten Kerne herstammen. Sie enden in den verschiedensten Querebenen, ein guter Theil von ihnen aber zieht bis in das Vereinigungsgebiet der Pars infundibularis als Endgebiet und verzweigt sich erst dort. Solche Fasern strömen auch aus der Oculomotorius- und Trochlearisgegend in das Längssystem. Alle diese Längsfasern sind darum von großer Wichtigkeit, da sie die Ursprungskerne sämmtlicher metameren Hirnnerven vermittels des Vereinigungsgebietes der Pars infundibularis, vor Allem dem sekundären Vorderhirn in Verbindung setzen.

Andere Fasern gelangen aus dem Kleinhirn in das gemischte System; es sind dies hauptsächlich jene Fasern, die, wie bereits schon erwähnt wurde, aus dem Bündel stammen, das theilweise mit Hinzuziehung von Verstärkungsfasern aus der Valvula zum vorderen unteren Bindearm (Fig. 62 *y'*) wird.

Außer diesen Fasern enthält aber das gemischte System eine Anzahl sehr verschieden langer, sowohl rostral- als auch caudalwärts strebender Netzäste kleiner Ganglienzellen, welche überall zwischen diesen Längsbündeln lagern (Figg. 11—21) und als echte Associationszellen zu betrachten sind; man findet nämlich an ihnen nie einen ausgesprochenen Achsencylinderfortsatz. Solche Ganglienzellen beginnen nicht erst dort, wo unser Längsfasersystem als solches zuerst zum Ausdruck gelangt, also in der Trochlearisgegend, sondern finden sich auch weiter caudalwärts (Fig. 46, *28*) und erstrecken sich auch in das Rückenmark hinein. Damit komme ich auf eine Ansicht Edinger's zu sprechen. Dieser Autor ist nämlich der Meinung, dass »in dem Raum, der zwischen Vorder- und Hinterhörnern liegt«, es sich wahrscheinlich um ein mächtiges Associationssystem handeln dürfte, »welches kürzeren oder längeren Verlaufes einzelne Höhen des Centralapparates mit dem frontalen Rückenmarksende und auch unter sich verknüpft. Dieses System, das bei allen Thieren (Vertebraten, Haller) an gleicher Stelle vorhanden ist, charakterisirt das Nachhirn und ist wohl geeignet, der Träger jener komplicirten zusammenordnenden Funktionen zu sein, deren Vorhandensein an die

Existenz des verlängerten Markes geknüpft ist« (19, pag. 76). Meine Beobachtungen decken sich gut mit dieser Anschauung.

Hiermit hätten wir jene Gebiete des metameren Hirns, welche Längssysteme rostralwärts entsenden oder solche aus rostralwärtigen Theilen des prächordalen Hirns beziehen, so weit meine Beobachtungen reichen, besprochen und es erübrigt uns, nun diejenigen Längsbahnen zu erörtern, welche aus dem bedeutendsten dorsalen Theil des metameren Hirns, aus dem Kleinhirn stammen.

B. Kleinhirnbahnen.

Das Kleinhirn steht durch seine sogenannten Bindearme in vielfacher Verbindung mit anderen Hirntheilen, außerdem entsendet es, wie wir ja gesehen haben, in alle metameren Hirnnerven Wurzelfasern.

Die Angaben Mayser's sind, da bei den Cyprinoiden, auf die sich hauptsächlich seine Angaben beziehen, eine sehr starke Koncentration in dem sogenannten Mittelhirngebiet erfolgte, die Verhältnisse nie so klar zu Tage treten wie bei den Salmoniden, irrthümlich oder doch unsicher. Außerdem mag aber bei Mayser auch der Umstand hindernd für die richtige Erkenntnis im Weg gestanden haben, dass er koncentrite Hirntheile als solche bei den Fischen bereits finden will, die aber erst bei den höheren Amnioten aus freilich schon früher bei niederen Anamniern gegebenen Einrichtungen sich herausbildeten, beziehungsweise durch Koncentration zu Stande kamen. So sucht er nach einer Pons Varoli bereits bei den Fischen und findet etwas Ähnliches bei den Cyprinoiden, doch da so etwas bei Salmo und Esox, also Teleostiern mit normal gestrecktem metameren Hirn, nicht vorkommt, so steht er einstweilen davon ab, eine Brücke bei den Teleostiern anzunehmen. Die Faserbündel, die diesbezüglich bei den Cyprinoiden in Frage kommen, sind solche, die »etwa im vorderen Dritttheil des eigentlichen Cerebellum . . . . in die Oblongatabasis herabtreten und hinter dem Ganglion interpedunculare nahe der ventralen Oberfläche zur Raphe ziehen, um sich mit denen der anderen Seite in zierlichen Achtertouren zu kreuzen«. Sicher unterscheidet Mayser einen gekreuzten Bindearm, die Crus cerebelli ad cerebrum directum Fritsch's, eine Commissura horizontalis Fritsch's und einen Tractus cerebelli ad lobum inferiorem. Die Associationsbahnen innerhalb des Kleinhirns zwischen den verschiedenen Abschnitten desselben bezeichnet Mayser

als »Fibrae propriae«. Der gekreuzte Bindearm steigt jederseits bis hinter den Oculomotorius. »Die Kreuzung beginnt, wenn man von hinten nach vorn geht, mit den dorsalsten Bündeln und schließt mit den ventralsten, die bis in die Commissura ansulata hinabziehen.« Nach der Kreuzung endigt »vermuthlich« ein Theil der Fasern in den vorderen Partien der Mittelhirnbasis und in der »Pars peduncularis« des Zwischenhirns, vielleicht auch im Torus semicircularis. Ein anderer Theil zieht in den »Thalamus opticus, bezw. in eine große Masse, die ventral vom MEYNERT'schen Bündel und etwas caudalwärts vom Ganglion habenulae liegt, eine große Menge kleiner Nervenkörper enthält und die Seitenwand des dritten Ventrikels bilden hilft«. Möglich doch unwahrscheinlich scheint es MAYSER, dass von hier aus Kleinhirnfasern in das sekundäre Vorderhirn gelangen würden.

Während FRITSCH sein Crus cerebelli ad cerebrum directum für einen ungekreuzten Theil des Bindearmes hält, glaubt MAYSER an eine Kreuzung im Kleinhirn. Diesem rostralwärts zu ziehenden Fasersystem soll sich die FRITSCH'sche Commissura horizontalis anschließen. Diese »verläuft nur eine kurze Strecke weit um das Tuber cinereum herum in horizontalen Ebenen, dann erhebt sie sich mit der in Frage stehenden Kleinhirnbahn (*Cr. cerebelli a. c. d.*) an der ventralsten Stelle ihres Verlaufs«. Ungekreuzt ist nach MAYSER der Tractus cerebelli ad lobum inferiorem, eine Verbindung zwischen Valvula cerebelli und Lobus inferior.

»Bei den Teleostiern«, sagt EDINGER (19, pag. 101) . . . »gelangen aus dem Zwischenhirn zwei Züge, ein feinfaseriger caudaler und ein starkfaseriger frontaler Zug, der erstere in das Cerebellum, der letztere in den als Valvula cerebelli bezeichneten Abschnitt unter dem Mittelhirndache.« Dies sind die Tractus diencephalo-cerebellaris. Das Brachium conjunctivum anterius s. Tractus tegmento-cerebellaris oder auch Bindearm zum Kleinhirn »ist ein Faserzug aus einem Ganglion, welches am caudalen Ende der Zwischenhirnbasis in der Haube liegt«. Ihre Kreuzung liegt »bei allen Thieren (EDINGER meint Wirbelthiere, HALLER) in der Höhe der Oculomotoriuswurzel nahe der Basis« und die Fasern ziehen dorsalwärts in das Cerebellum. Es würden also nach dieser Darstellung drei Faserzüge vorhanden sein, die das Cerebellum mit rostralen Hirntheilen verbinden, zwei ungekreuzte der beiden Tractus diencephalo-cerebellaris und ein ungekreuzter des Brachium conjunctivum anterius.

Es ist nicht der Zweck vorliegender Arbeit, die genaue Anatomie

des Knochenfischkleinhirns zu schildern, dies möge der monographischen Bearbeitung des Gegenstandes überlassen werden, nur in so fern soll hier auf den Kleinhirnbau eingegangen werden, als es der Ursprung der verschiedenen Bindearme des Kleinhirns erfordert. Wie uns Schaper gezeigt hat, entwickelt sich das Kleinhirn aus bilateral-symmetrischen paarigen Anlagen, und dieses Paarigsein lässt sich auch bei dem völlig entwickelten Gebilde durch mehr als eine Einrichtung nachweisen. Aus dem Verhalten des Kleinhirns der Knochenfische dürfen wir nicht auf primäre Zustände schließen, denn bekanntlich ist ihr Kleinhirn ein sekundär sehr umgestaltetes und durch sein Kompaktwerden schwand die ursprünglich vorhanden gewesene, ontogenetisch nachweisbare Höhlung, und es sind hauptsächlich hierdurch Umgestaltungen eingetreten, die durch Vermittlung der Ganoiden durch die Knochenfische in so hohem Grade erreicht wurden. Aber auch die Verhältnisse, wie sie uns das Haihirn aufweist, sind keine primären mehr, und die riesenhafte Entfaltung weist darauf hin, dass auch das Selachierkleinhirn selbständige Vergrößerung erfuhr, dabei aber primäre Zustände besser gewahrt hat, wie das stark koncentrirte Teleostierhirn. Das Kleinhirn der Cyclostomen ist ein völlig reducirtes Gebilde, ein Gebilde das besser gesagt aus primärsten Zuständen sich gar nicht weiter entfaltete, sondern neotenisch auf gewisser Bildungsstufe sich erhielt. Auf einer etwas weiteren Entwicklungsstufe befindet sich das Kleinhirn der Dipnoer, das direkt zu den Amphibien hinüberleitet. Das Kleinhirn der Reptilien ist im Grunde genommen auch sehr einfach und lässt sich auf eine einfache Faltung der aus bilateral-paarigen Anlagen hervorgegangenen Lamelle zurückführen, die in Folge stärkerer Ausbildung entweder rostralwärts (Echsen) oder caudalwärts (Chelonier) sich kuppelförmig umgebogen hat. Selbstverständlich entfalten sich die Zustände ganz unabhängig von jener der Amphibien.

Das Selachierhirn ist eine im Princip nach ventralwärts zu offene Blase (Textfig. 20) mit einem dorsalen (Textfig. 19 *kw'*) und einem ventral gelegenen (*cp*), von vorn nach hinten ziehenden Wulstpaare, die rostral- und ventralwärts in einander übergehen (Textfig. 20). Diese führen zwischen reich entfaltetem zellenreichen Neurogliagewebe (Körnerschicht *Aut.*) nervöse Längsfasern in sich. Sonst besteht die Wand aber aus einer Rindenschicht (*rs*), einer darunter liegenden Ganglienzelllage (*gs*) und der nun folgenden Faserschicht oder Marklager, *Aut.* (*fs*). Letztere Schicht führt vertikale und horizontale Lagen, da es jedoch im Kleinhirn zu

keiner weiteren Verdichtung gelangt, so ordnen sich die Faserlagen der einzelnen Bindearmsysteme innerhalb des Kleinhirns zu keinen besonderen Zügen an, und darum ist das Teleostierhirn zum Studium der intercerebellaren Anordnung dieser Systeme weit besser geeignet. Bevor ich mich hier aber weiter in die Beschreibung einlasse, möchte ich noch einmal darauf aufmerksam machen, dass in den paarig-caudalen Theilen des Kleinhirns, den Cerebellarleisten Goronowitsch's, phyletisch der Process der Entfaltung des Kleinhirns aus dem dorsalen sensorischen Gebiet der Oblongata, das ja im Wesentlichen eine Fortsetzung des dorsalen Theiles des Rückenmarkes ist, auch histologisch, wie weiter oben gezeigt wurde, gut zum Ausdruck gelangt.

Von Bindearmen unterscheide ich bei der Forelle drei Paare, zwei ungekreuzte und ein gekreuztes. Das erste ungekreuzte Paar ist der obere vordere Bindearm, Brachium antero-superius, der wohl identisch ist mit dem Crus cerebelli ad cerebrum directum Fritsch's, da er jedoch nie bis in das »Cerebrum« reicht, diesen Namen auch nicht weiter führen kann. Als ein jederseits mächtiges, im Querschnitt rundes Bündel zieht dieses Bündelpaar vom caudalen Ende des Kleinhirns nach rostralwärts und biegt dann oberhalb der Stelle, wo (Figg. 41, 64 *y*) sich ventralwärts keine Rinde am Kleinhirn findet und welche Stelle ja der Öffnung der Cerebellarhöhle in die Hirnhöhle bei Selachiern entspricht, ventralwärts. Beide Bündel liegen innerhalb der Körnerschicht des Kleinhirns und zwar in deren ventraler Hälfte, genähert der medianen Sagittalebene (Figg. 7, 8 *y*)[1]. Nachdem sie entsprechend der Biegung des Kleinhirns sich ventralwärts gekrümmt (Fig. 64), welche Stelle oberhalb der vordersten Trigeminusgegend liegt, gelangen sie vor und neben der medianen Verwachsungsstelle der Cerebellarleisten (Figg. 9, 41, 64 *cl'*) noch weiter ventralwärts (Fig. 9 *y*) und liegen zwischen der Trigeminus- und Trochlearisgegend (Figg. 10, 28 *y*) ventralwärts von der Trochleariswurzel (*IV*, *IV.com*), jederseits laterodorsal von der Trigeminuskreuzung des Kleinhirns (*V.com'*), noch immer im Kleinhirn. In der Trochlearisgegend (Figg. 11, 29 *y*) liegt jeder Bindearm zwar noch innerhalb des Kleinhirns, doch schon in gleicher Höhe mit dem runden Trochleariskern (*IV.mk'''*) zwischen Valvula und dem ventralen Theil des metameren Hirns; dann biegt jeder etwas nach lateralwärts (Fig. 28) und ventralwärts, liegt in der

[1] Schaper nennt sie einfach Markbündel.

Oculomotoriusgegend (Figg. 12, 13 *y*) ventralwärts vom oberen motorischen Kern (*III.mk*) zwischen diesem und dem Torus semicircularis, Anfangs oberhalb (Fig. 12), dann medianwärts von der inneren Längsbahn (*ill*). Da seine Richtung etwas nach lateralwärts gerichtet ist, kommt der Bindearm in der vorderen Oculomotoriusgegend mit der Verflachung des Torus ganz unter diesen zu liegen (Fig. 19 *y*), stets medianwärts von der inneren Lateralbahn (*ill*), lateralwärts von dem gemischten Längssystem (*M'*). In der Gegend der Tuberculärkreuzung (Fig. 20 *y*) hat der Bindearm scheinbar von seiner Breite noch nichts eingebüßt und ist ein durchaus einheitliches Bündel von runder Peripherie; etwas weiter rostralwärts zerfällt er aber bereits in mehrere fest an einander gelagerte Bündel (Fig. 21 *y*), die dann (Fig. 22, 23, 24 *y*) bis zu dem Nucleus opticus lateralis (*nuc.opt.lat.*) oder dem geknieten Körper der Autoren verfolgbar sind und hier enden (Fig. 28 rechts *y*). Der Verlauf dieses Bindearmpaares lässt sich bereits auf guten Karminpräparaten, die mit Müller'scher Flüssigkeit vorher behandelt wurden, vorzüglich darstellen und zwar darum, weil das Brachium in Folge seiner zarten Fasern ganz hell in der zumeist tief tingirten Umgebung erscheint (Figg. 28, 29). Auf sagittalen Längsschnitten lassen sie sich in Folge ihrer Verlaufsrichtung auch außerhalb des Kleinhirns nur theilweise darstellen, wie dies die Abbildung Fig. 62 (*y*) eines Weigert'schen Präparates zeigt.

Bezüglich des Ursprunges vom oberen vorderen Bindearm in dem Kleinhirn kann ich mittheilen, dass er aus dem ganzen großen hinteren Abschnitt des Kleinhirns Fasern bezieht. Diese gesellen sich von allen Richtungen aus der Körnerschicht den beiden Hauptbündeln an; vielfach ziehen sie parallel mit ihnen von hinten nach vorn (Fig. 41 *v*) und schließen sich ihnen erst an deren Biegungsstelle ventralwärts zu an. So ist es denn klar, dass die Hauptbündel von hinten nach vorn zu an Faserzahl zunehmen. Es gelangen aber in der Gegend der Trochleariskreuzung einzelne Fasern oder ganz kleine Bündel auch aus der Valvula in die Hauptstränge. Hier war es gerade, wo an Querschnitten Golgi'scher Präparate ich Einiges über den Ursprung der Fasern ermitteln konnte, denn innerhalb des hinteren großen Kleinhirnabschnittes ist es wegen dem längeren oder kürzeren Verlauf der Wurzelfasern in der Körnerschicht viel schwieriger, zu einem befriedigenden Resultate zu gelangen. An vier Präparaten dieser Serie hatte ich fünfmal Gelegenheit, den Ursprung von Wurzelfasern aus der Valvularinde feststellen zu können. Als Resultat führe ich an, dass sowohl aus derselben (Fig. 54, *12*), als

auch aus der anderseitigen (*11*) Valvulahälfte PURKINJE'sche Zellen ihren sogenannten Achsencylinderfortsatz an eines der beiden Hauptbündel des oberen vorderen Bindearmes entsenden, die, dann in diese Hauptbündel (*y*) einbiegend, der weiteren Beobachtung sich entziehen. Darum ist nach diesem Befund wohl die Annahme gestattet, dass der obere vordere Bindearm Wurzelfasern aus beiden Seitenhälften des ganzen Kleinhirns bezieht, die aber, da sie während des ganzen Verlaufes dieser Bahn im Kleinhirn an sie herantreten, sich zu keinem kompakten gekreuzten Bündelsystem zusammenthun können. Da ich überall, wo ich die Endigung des oberen vorderen Bindearmes beobachtete, im Stande war, zahlreiche Verästelungen aufzufinden, so ist wohl auch die Annahme gestattet, dass diese Fasern, so weit sie aus dem Kleinhirn stammen, an den Endigungsstellen des Bindearmes sich in ein centrales Nervennetz auflösen.

Ich habe zwar selten, doch einige Mal allen Zweifel ausschließend, beobachtet, dass kleinere Bündel aus dem Hauptstamm des Bindearmes lateralwärts abbogen. So habe ich einen Fall abgebildet (Fig. 29 *x*), wo ein solches Bündel in der Oculomotoriusgegend lateralwärts abbog und, in das Bündelsystem des rechten Lobus opticus gelangend, in demselben noch eine Weile verfolgbar war; seine Richtung war die Rinde des Tectum opticum. Es gelang mir aber auch an GOLGI'schen Präparaten, Einzelfasern aus der Hauptbahn des oberen vorderen Bindearmes bis in die Rinde des Tectum bei einem mit Dottersack versehenen jungen Salm zu verfolgen (Fig. 29 rechts). Die Zahl dieser Fasern oder besser kleinerer Bündeläste ist immerhin sehr gering und der Haupttheil des Stammes gelangt, wie bereits angegeben ward, bis zu dem lateralen Kern des Opticus, wo er sich verzweigt. Viele Fasern dringen hinein bis in das Grau dieses Kernes, andere endigen in mehr dorsalen Regionen (Fig. 71), mit Sicherheit kann ich bloß sagen, dass der Bindearm in dieser Gegend endigt, des Genaueren aber nicht angeben, in welchen Abschnitten dieser Gegenden Endigungen stattfinden und auf diese Weise Konnexe mit dem Kleinhirn erzielt werden.

Erstens ist es die topographische Lage (Figg. 28, 62), dann aber auch der Umstand, dass schon früher Konnexe aus dem oberen vorderen Bindearm mit der Rinde des Tectum opticum hergestellt wurden, die es nahe legen, daran zu glauben, dass auch an seiner Hauptendigungsstelle des Bindearmes manche seiner Fasern in das Tectum gelangen. Es liegen mir darüber keine Beobachtungen vor, ob einzelne Fasern aus dem Bindearm mit der Commissura posterior

auf die andere Seite gelangen, sollte es aber doch so sein, dann könnten es nur Einzelfasern sein, denn die Hauptmasse der Fasern verbleibt auf der gleichseitigen Hirnhälfte.

Eine andere in Zukunft zu berücksichtigende Frage ist die, ob nicht auch lange Netzfortsätze — möglicherweise aus Ganglienzellen des Tectum, aus welchen besonders vom rostralen, dem lateralen Opticuskern anliegenden Ende (Fig. 28 links) des Nucleus corticalis, aus Ganglienzellen des lateralen Opticuskernes und anderen benachbarten Kernen — in das Bündel des oberen vorderen Bindearmes gelangen, innerhalb des Kleinhirns im Cortex oder in der Körner- oder Markschicht sich verästeln, wodurch eine Leitung nach zwei entgegengesetzten Richtungen der Bindearme ermöglicht würde. Es ist ja dies eine Voraussetzung, die schon aus rein physiologischen Gründen höchst wahrscheinlich ist. Sei dem wie ihm wolle, so viel steht fest, dass das vordere obere Bindearmpaar den Konnex zwischen Kleinhirn und Tectum opticum einerseits, andererseits zwischen Kleinhirn und solchen Centren im Zwischenhirn herstellt, die dem Nervus opticus zum Ursprung dienen, und es ist somit eine Associationsbahn zwischen dem Kleinhirn und centralen Kernen des Sehnerven.

Das zweite ungekreuzte Bindearmpaar sind die beiden unteren vorderen Bindearme. Ihre Fasern sammeln sich hauptsächlich aus dem lateralen ventralen Abschnitt des Kleinhirns von dort, wo die beiden Cerebellarleisten sich treffen (Fig. 62 *cl'*). Das Anfangs jederseits sehr lockere Bündel (*y'*) zieht dann in der vorderen Trigeminusgegend ventralwärts und geräth auf diese Weise außerhalb des Kleinhirns. Da seine Richtung eine von caudalwärts nach ventralwärts gerichtete ist, so gelangt es in der Gegend des Oculomotoriusabganges in das Gebiet des gemischten Längssystems; da es nicht immer ein einheitliches Bündel ist, sondern individuell in mehrere schwächere Bündel zerfällt, so ist es auf Querschnitten nicht immer möglich, seine Lage festzustellen. Nur wenn es, wie das bei manchen Individuen der Fall ist, ein einheitliches Bündel ist (Fig. 60 *y'*), lässt sich seine Lage unter dem oberen vorderen Bindearm deutlich erkennen. Auf sagittalen Längsschnitten Weigert'scher Präparate ist sein ganzer Verlauf gut zu verfolgen und man erkennt, dass es auch ein Verstärkungsbündel aus der Valvula cerebelli bezieht (Fig. 62). Das auf diese Weise verstärkte Bündel durchsetzt die Commissura ansulata und biegt dann jederseits lateralwärts (Fig. 19 *y'*) in den gleichseitigen Lobus inferior (*l.infer*), zieht in diesem, mit seinen

nun pinselförmig aus einander strebenden Fasern die mediale dorsoventrale Zwischenbahn (Fig. 62 *dv.zhb*) dorsalwärts von dem Vereinigungsgebiet der Pars infundibularis kreuzend, bis in den rostralsten Theil jedes Lobus inferior. Hier löst es sich, zuvor das ihm entgegenkommende basale Vorderhirnbündel kreuzend, in dem Nervennetze mit seinen Fasern vollständig auf.

Es war selbstverständlich, danach zu suchen, ob doch nicht wenigstens ein Theil der Fasern des unteren vorderen Bindearmes in das basale Vorderhirnbündel sich begebe und mit diesem in das sekundäre Vorderhirn gelange. Trotz vielfacher Bemühungen an Weigert'schen und Golgi'schen Präparaten dies zu erkennen, ist es mir nicht gelungen, solche Fasern aufzufinden; ich erkannte immer nur, dass die Fasern des unteren vorderen Bindearmes in dieser Gegend sich vollständig verästeln. Darum glaube ich denn auch, dass der untere vordere Bindearm nur vermittels des Vereinigungsgebietes der Pars infundibularis das Kleinhirn mit den caudalen Enden des basalen Vorderhirnbündels und durch dieses mit dem sekundären Vorderhirn in Verbindung steht.

Der gekreuzte Bindearm sammelt seine Fasern fast ausschließlich aus der Valvula, und zwar erfolgt dies aus Stellen oberhalb der Trochlearis- und Oculomotoriusgegend (Fig. 63 *y''*). Die diesbezüglichen Einzelfasern und kleine Bündel (Fig. 60 *y'*) durchsetzen mit den uns schon bekannten anderen vertikalen Bündeln (*7'*) die Kleinhirn-Associationsbahn, dann den oberen motorischen Oculomotoriuskern (*III.mk*), und ziehen dann zwischen den Längsbündeln des gemischten Längsfasersystems (*M'*) ventromedial. So gelangen sie (Fig. 63 *y''*) hinter der Wurzel des Oculomotorius (*III*) aus dem oberen motorischen Kern bis zur Commissura ansulata und gehen hier eine Kreuzung ein. In der Commissura ansulata liegen aber die Fasern der gekreuzten Bindearme ganz zerstreut, so dass es unmöglich wird, sie als solche wieder zu erkennen. Eben so schwer ist es, von dem größten Theil dieser Fasern nach der Kreuzung festzustellen, was eigentlich mit ihnen geschieht. Ein großer Theil zerstreut sich in das gemischte Längsfasersystem vor der Commissura ansulata und entzieht sich der weiteren Beobachtung; von diesem könnte man wohl einstweilen voraussetzen, dass er das Kleinhirn durch die Vermittelung des centralen Nervennetzes mit den Associationszellen des gemischten Längsfasersystems in Verbindung setzt, doch ist das bloß eine, allerdings berechtigte Annahme. Ein

anderes, sehr schmales, jedoch hohes laterales Bündel (*y''''*) zieht, indem es eine dorsalwärts konkave Verlaufsrichtung einhält, bis in die Thalamusgegend des Zwischenhirns und verästelt sich in jener Zwischenhirngegend, die zwischen der oberen vorderen und unteren vorderen Bindearmausbreitung durch diese frei gelassen wird. Darum ist es denn auch klar, dass der gekreuzte Bindearm jederseits jene Zwischenstellen des Zwischenhirns mit dem Kleinhirn verbindet, welche durch die beiden anderen Arme freigelassen wird, nur sind die speciellen Verhältnisse noch zu eruiren.

Außer den besprochenen Bindearmen setzt sich das Kleinhirn vermittels eines diffusen Fasersystems auch mit der ganzen Oblongata und mit der ganzen Strecke bis zur Commissura ansulata in vielfache Verbindung. So weit die caudalen Bezirke in Frage kommen, treten solche Fasern zum Theil auch aus den Cerebellarleisten (Corpora restiformia) in die Oblongata. Alle diese Fasern sind bei Gelegenheit der Besprechung der Nervenursprünge zum Theil schon erledigt worden, warum ich mich ziemlich kurz fassen kann. Ich habe das Verhalten dieses diffusen Fasersystems auf den Figg. 63 u. 80 mit Roth angegeben. Die Faserbündel ziehen, so weit nicht entferntere Gegenden in Betracht kommen, wann sie eine Längsrichtung einzuhalten gezwungen sind, vielfach senkrecht und, im ventralen motorischen Hirntheil ganz lateralwärts gelegen (Fig. 50 *h*), bis an die ventrale Längsfurche des metameren Hirns. Sie stellen dann einen Theil der »Fibrae arcuatae« — welcher Ausdruck ja eigentlich ein Sammelbegriff für verschiedene Faserarten ist — vor. Mit anderen Fasern bilden sie in der Vagusgegend jene ventralste Kreuzung (39, Fig. 20 *c*), die unter dem hinteren Längsstrange gelegen ist, und gelangen somit vielfach auch auf die anderseitige Hirnhälfte. Diese Fasern verästeln sich im centralen Nervennetz in jeder Höhe des ventralen metameren Hirns und setzen auf diese Weise motorische Kerndistrikte mit dem Kleinhirn in Verbindung. Ich möchte die Summe dieser Fasern, welche durch Koncentration bei den höheren Amnioten — wie ja dies beiläufig auch Mayser's Ansicht war — zum größten Theil die Pons Varoli erzeugt, das ventrale Fasersystem des Kleinhirns nennen.

Die innerhalb des Kleinhirns sich befindenden Querfaserungen sind die bereits besprochene Trochleariskreuzung (Figg. 12, 13, 28, 41, 55, 60, 64 *IV.com*), die vordere (*V.com'*) und hintere (*V.com*) Trigeminuskommissur. Letztere (Figg. 9, 41 *V.com*) führt außer dem

Trigeminus gewiss auch zahlreiche Fasern für weiter caudalwärts gelegene metamere Nerven. Diese Querfaserungen, die zum Theil ausgesprochene Kreuzungen[1] sind, liegen mehr oder weniger eng der Ganglienzellschicht an und sind koncentrirte Faserbündel. Außer diesen giebt es aber auch noch zwei Fasersysteme im Kleinhirn, die hauptsächlich dazu dienen, die beiderseitigen Kleinhirnhälften unter einander in Verbindung zu setzen und als solche dem Kleinhirn-Associationssystem beizuzählen sind.

Dort, wo die beiden Cerebellarleisten an einander stoßen (Figg. 28, 29, 41 *cl*), werden diese durch eine äußerst feinfaserige Querfaserung (*ic*) mit einander verbunden; diese nimmt dieselbe corticale Lage ein wie die Kleinhirnrinde (Fig. 41) und liegt folglich in der Rinde selbst. Sie zeigt medianwärts (Figg. 7, 8 *ic*) sogar eine deutliche Kreuzung. Zukünftigen Untersuchungen mag es überlassen werden, über den feineren Bau dieser Querfaserung zu unterscheiden, sicher ist es bloß, dass durch diese Querfaserung hindurch auch Fasern aus der einen Kleinhirnhälfte in die andere gelangen, die sich nachher als Längsfasern in die Oblongata begeben. Ich nenne diese Querfaserung wohl mit dem passenden Namen die Querfaserung der Cerebellarleisten.

Ein anderer Austausch von Fasern zwischen beiden Kleinhirnhälften, und zwar innerhalb der Körnerschicht (Figg. 27, 28 *x*), erfolgt durch ein System, das auch vielfach Fasern den Bindearmen zuführt, nachweislich aber zum großen Theil aus Associationsfasern des Kleinhirns gebildet wird. Es ist dies die Kleinhirn-Associationsbahn (die Fibrae propriae Mayser's), welche aber, wie es weiter oben bereits geschildert wurde, außer diesen Fasern auch Associationsfasern aus dem runden Trochlearis- und dem oberen motorischen Oculomotoriuskern (Figg. 54—56) in sich führt. Uns interessirt hier aber bloß jener Theil dieser Bahn, welche Kleinhirntheile unter einander verbindet. Dieses Fasersystem liegt jederseits, wie wir schon wissen, zwischen der Valvula und dem oberen motorischen Kern des Oculomotorius, beziehungsweise zwischen der ersteren und dem Torus semicircularis (Figg. 11—13, 54—56 *p's*). Es ist dies ein lockeres Fasersystem, das sich zwischen der Ganglienzelllage der Valvula

[1] Kreuzung und Kommissur sind keine Gegensätze, denn es kann ja auch in der »Kommissur« eine sehr flache Kreuzung unter sehr spitzem Winkel vorhanden sein und sich darum der Beobachtung entziehen; sie sind aber auch vom Standpunkte des Endverhaltens der Fasern keine Gegensätze. Darum ist diesen Bezeichnungen der Gesammtbegriff »Querfaserung« stets vorzuziehen.

und dem großen hinteren Theil des Kleinhirns der Länge nach ausspannt und diese unter einander in Verbindung setzt (Fig. 62 *p's*). Seine Fasern bestehen, so weit sie eben der bereits erörterten Herkunft sind, aus caudal- und rostralwärts in den hinteren Kleinhirntheil und in die Valvula leitenden Elementen; erstere (Fig. 56, *4, 5, 7*) sind sogenannte Achsencylinderfortsätze PURKINJE'scher Zellen (ob auch anderer, weiß ich nicht), die in dem hinteren Kleinhirntheil, wie es scheint, besonders in der Körnerlage sich verästeln (*5*). Eben so verhalten sich die rostralwärts verlaufenden an gleicher Stelle der Valvula, aber auch in der Rinde sich verästelnden Fortsätze aus dem hinteren Theil des Kleinhirns (*3*). Dass solche Fortsätze auch an die anderseitige Hirnhälfte gelangen können (Fig. 56 *x'*), wurde weiter oben bereits angegeben. Es können sich derartige Zellfortsätze in nicht allzugroßer Entfernung von ihrem Ursprunge aber auch in der Körnerschicht verästeln (Fig. 54, *14*) oder dort doch Collateraläste abgeben (*13*), wie dies ja seit FUSARI's Erörterung bekannt ist. Auch habe ich solche Fasern gesehen, die (*15, 16*) aus der einen in die andere Valvulahälfte gelangen, um sich dort entweder in der Körner- oder Ganglienzellschicht zu verästeln (*15*). Die Verästelung in diesen Schichten und in der Rindenschicht von Fortsätzen der Kleinhirnzellen sowie auch auswärtiger Fasern (siehe Nervenursprung) ist aber ein Beweis dafür, dass in dem Kleinhirn ein gleichmäßig vertheiltes Nervennetz besteht, das mit den starken Netzfortsätzen der PURKINJE'schen Zellen in der Rinde kontinuirlich zusammenhängt.

An seinem vorderen Ende wird das metamere Hirn vom Lobus opticus überdeckt. Wenn wir uns auf einem sagittalen Medianschnitt (Figg. 41, 80) den oberen vorderen Rand des Sulcus interencephalicus mit der Commissura posterior verbunden denken, so haben wir die beiläufige Begrenzung des metameren Hirns nach vorn zu. Das sogenannte Mittelhirndach liegt über dem vorderen Endtheil des metameren Hirns und kann folglich nur als der Dachtheil davon aufgefasst werden. Die Commissura posterior rechne ich noch zum metameren Hirn, obgleich ein kleiner Theil davon dem Zwischenhirn angehört.

Diese mediane Begrenzung des metameren Hirns rostralwärts zu ist bei den Squaliden (Fig. 80) einleuchtender wie bei der Forelle, da bei den Knochenfischen allgemein sekundäre Verschiebungen Platz gegriffen haben. Diese Eintheilung stimmt übrigens auch mit den ontogenetischen Thatsachen völlig überein, denn nachdem das

Hirnrohr sich, wie v. Kupffer für den Stör gezeigt hat (52, pag. 46), spontan erfolgt, in ein prä- und ein postchordales Stück auf die bekannte Weise abgegliedert hat (Großhirn- und Rautenhirnarm, His; Vor- und Nachhirn, v. Kupffer), erfolgt aus dem vordersten Theil des letzteren die Herausbildung der sogenannten Mittelhirnblase oder das »Mesencephalon«. Das »Mittelhirn« ist somit kein Begriff, der auf irgend welche anatomischen Merkmale sich stützen würde, und ist ausschließlich einem ontogenetischen Stadium entlehnt, dem nie eine phyletische Bedeutung zugeschrieben ward. Thatsächlich lässt sich auch anatomisch der Begriff »Mittelhirn« nicht rechtfertigen, und es würde eine solche Auffassung auch daran anstoßen, dass einem »Mittelhirndache«, das ja auch ontogenetisch nur der vorderste Abschnitt des metameren Hirns ist, kein ventraler Abschnitt entspricht. Ich will darum die Bezeichnung Mittelhirndach mit jener des Mittelhirns eben so fallen lassen, wie ich jene durch nichts begründete Auffassung »Hinter-« und »Nachhirn« fallen ließ, doch möge die Bezeichnung Lobus opticus für die Anamnier, niedere Amnioten und Vierhügel für die Säugethiere schon der Kürze halber für diesen vordersten Abschnitt des metameren Hirndaches auch weiterhin Verwendung finden.

Die feineren histologischen Verhältnisse des Lobus opticus sollen hier ganz unberührt bleiben und deren Verhalten der Specialforschung überlassen werden; nur die allgemeinen Verhältnisse, sowie die Faserungen, so weit sie weiter oben bereits nicht erledigt wurden, mögen eingehender besprochen werden.

Die Fasersysteme des Lobus opticus lassen sich in zwei Gruppen scheiden. Die eine Gruppe bilden jene Fasern, die als Sehnervenelemente in den Tractus opticus gerathen. Die andere Gruppe gehört dem Associationssystem des Lobus an. Man kann im Allgemeinen sagen, dass das erste System von caudalwärts nach rostralwärts zieht. Freilich ist die Trennung dieser beiden Systeme nicht immer mit gleicher Genauigkeit durchführbar, doch kann man wohl behaupten, dass die Opticusfasern (Figg. 62, 63, 64) gleich vor dem Kleinhirn, d. i. vor dem dünnen ependymalen Dachtheil des Lobus beginnend, in der oberen und unteren Längsschicht oder der äußeren und inneren Opticus-Markfaserschicht (Figg. 11—15 und 19—26 *ols*, *uls*) nach rostralwärts ziehen. Dabei erkennt man sehr deutlich, dass aus der oberen Längsschicht (Figg. 62, 63) zahlreiche Bündel in ziemlich gleichmäßigen Abständen nach ventralwärts in die untere Längsschicht wandern, welche nach rostralwärts zu dieselbe

auf diese Weise bedeutend verstärken[1]. So kommt dann die mediane Opticuswurzel (Figg. 28, 29, 62, 63, 64 *opt*) aus den beiden Längsschichten des dorsalen, doch rostralwärts auch aus der medianen Wand des Tectum zu Stande.

Eine andere, die ventrale Wurzel des Opticus konstruirt sich aus dem ventrolateralen Theil des Lobus. Bereits von sehr weit hinten an sieht man längs dem ganzen ventralen Rande des Lobus (Figg. 11 bis 13 *opt'*) ein nach vorn zu immer mächtiger werdendes Längsbündelsystem nach rostralwärts zu ziehen. Dieses System bildet sich sowohl aus der unteren als auch aus der oberen Längsschicht, an deren Berührungsstelle es sich ja befindet. Nach vorn zu gestaltet es sich zu einem inneren kompakteren Bündel (Figg. 19—24 *opt'*), um dann ganz vorn (Figg. 25, 26 *opt'*) sich mit der medialen Wurzel zu vermengen.

Entsprechend den beiden Opticuswurzeln ist auch die Anordnung der oberen Längsschicht im Tectum opticum, denn während die Schicht dorsal und ventral gut ausgebildet ist, ist sie äußerst spärlich lateralwärts (Figg. 11—13; 19—21), und nur in der allervordersten Gegend (Fig. 26) ist die Zwischenschicht der dorsalen gleich mächtig.

Anders verhält es sich mit der inneren Längsschicht, denn da diese auch die Associationssysteme in sich begreift, ist sie überall gleich mächtig ausgebildet.

Die obere Längsschicht führt meiner Erfahrung nach bloß ein Associationssystem. Es sind das die beiden zuerst durch Edinger beschriebenen Optico-habenularbündel, die aus den Haubenganglien (Figg. 63, 64 *f.hab*) nach dorsalwärts ziehen und sich dem medialen Theil der oberen Längsschicht beimengen, bei den Selachiern (Textfigg. 22, 23 *f.hab*) als distinguirte Bündel in medianer Lagerung sehr weit caudalwärts verfolgbar sind.

Außer den bereits beschriebenen Längsbahnen, nämlich den rostroventralen, ventralen und lateralen Associationsbahnen, besitzt das Tectum opticum noch zwei andere Associationsbahnen, die es jedoch mit dem Zwischenhirn, also einem Theil des prächordalen Hirns in Verbindung setzen. Die vordere dieser Bahnen, die gekreuzte Opticus-Zwischenhirnbahn, reicht besonders bei den Selachiern als sehr deutliches, doch lockeres, vertikales Fasersystem ventralwärts (Fig. 77 *optk*), erreicht dann oberhalb des Chiasma

[1] Beide Faserschichten sollen nach neuen experimentellen Untersuchungen K. Krause's (51) hauptsächlich Fortsätze von Retinazellen sein, die sich im Tectum opticum dann auflösen.

(Figg. 79, 80) die mediane Sagittalebene und kreuzt hier mit jener der anderen Seite. Auf der anderen Seite angelangt, verästelt sie sich in dem medianen Abschnitt des Zwischenhirns. Bei der Forelle, wo in Folge einiger Koncentration die Commissura postoptica, über die wir noch sprechen werden, in der Mediane mit diesem System zum Theil in dieselbe Querebene fällt, ist dieses System (Fig. 25 *optk*) mit den dorsalen Abschnitten jener Kommissur bis zur Unkenntlichkeit vermengt.

Das andere Associationssystem aus dem Tectum für das Zwischenhirn ist ungekreuzt und setzt das Tectum mit den Lobi inferiores in Verbindung. Bei den Teleostiern, bei denen die beiden Lobi inferiores in Folge der schon öfter erwähnten Verschiebung mit nach caudalwärts verschoben sind, zieht dieses hintere Associationssystem für die Lobi inferiores neben der Commissura ansulata und zwar jederseits lateralwärts von derselben (Fig. 19 *mhf'*) in die laterale Wand des jederseitigen Lobus und verbreitet sich dort pinselförmig zwischen deren laterale Zellschicht. Es sind dies hauptsächlich Fasern, die aus Ganglienzellen des Tectum opticum entspringen und sich in dem ventralen Nervennetz der Lobi inferiores auflösen. Es giebt aber auch noch ein vorderes Associationssystem für die Lobi inferiores aus dem Tectum opticum. Dieses zieht aus jedem Tectum opticum und zwar aus dessen ventralster Querfaserschicht, in der mittleren Gegend der Commissura posterior (Fig. 24 *mhf''*) ventro-median zwischen der lateralen Längswurzel des Opticus (*opt*) und dem Thalamustheil (*nop*) in den Infundibulartheil (*J*) und verästelt sich in dessen laterodorsalen Wänden.

Eine andere Associationsverbindung mit dorsalen Theilen des Zwischenhirns zieht vom caudalsten Dorsaltheil des Zwischenhirns fächerförmig nach außen (Fig. 28 α) und, nach vorn angelangt an das Tectum, biegt es aufwärts in die untere Längsschicht desselben (Fig. 62 mit roth). Es sind Fortsätze von Ganglienzellen einer exquisiten Zellgruppe (Figg. 22, 23 β), die, im Tectum angelangt, sich verästeln. Ich nenne diese Verbindung dorsale Zwischenhirn-Lobusbahn.

Wie ich bereits erwähnt habe, rechne ich die Commissura posterior noch zum metameren Hirn, obgleich auch Querfasern in derselben enthalten sind, die schon dem Zwischenhirn angehören. Sie ist eben ein Grenzbezirk.

Im Allgemeinen wurden von Seiten der Autoren an der Commissura posterior stets zwei Abschnitte unterschieden, ein frontaler

feinfaseriger und ein caudaler grobfaseriger. Nach Mayser verdient nur der vordere dünnfaserige Abschnitt den eigentlichen Namen Kommissur, der ihn »für eine einfache Verbindung der beiden Seitenwände des dritten Ventrikels halten zu müssen glaubt«. Der hintere dickfaserige Abschnitt besteht aus Fasern, die aus dem motorischen Feld stammen sollen. Mayser hält sie »im Wesentlichen für gleichwerthig mit den Fasern im hinteren und lateralen Längsbündel«.

Die Commissura posterior ist nach meiner Ermittelung ursprünglich, wie dies die Haie mit gestrecktem Hirn, also auch Mustelus aufweisen, eine der Länge nach etwas birnförmig gestaltete Querfaserung (Fig. 80 *cp*) mit dorsalwärts konkaver, ventralwärts konvexer Begrenzung. Vorn hinter der Mündung der Epiphyse (*epd*) setzt sich das hohe Epithel des Ganges kontinuirlich auf die innere Seite der Kommissur fort, wird aber alsbald niedriger. Hinten stößt die Kommissur direkt auf die ventrale Querfaserung des Tectum opticum (Figg. 79, 80 *c'*). Bei den Knochenfischen wird nun dieses bei den Selachiern zeitlebens erhaltene Stadium schon sehr frühzeitig im embryonalen Leben überschritten und es erfolgt in Folge der Vorwärtsverschiebung des ganzen Tectum opticum eine Knickung der Commissura posterior. Hierbei war die Längsmitte derselben fixirt in ihrer Lage und somit konnte der hintere Abschnitt nach vorwärts auf den vorderen gelegt werden (Fig. 41); dadurch entstand ein dorsaler (*cp'*) und ein ventraler Theil (*cp*) an der Commissura posterior.

Im hintersten Theil der Kommissur liegt bereits bei Scyllium ein feinfaseriger Abschnitt (Textfig. 23 *cp'*) über einen dickfaserigen (*cp*), es ist also diese Anordnung bereits bei den Selachiern mit ungeknickter Kommissur vorhanden; im vorderen Theil ist nur der dickfaserige Abschnitt der Kommissur zu sehen. Nach der Knickung nun wird der feinfaserige Abschnitt ganz nach vorn verschoben und deckt nun den ganzen feinfaserigen Theil von dorsalwärts, und somit ist der Genese nach der feinfaserige Abschnitt der Kommissur nicht der vordere, wie es üblicherweise angenommen wird, sondern der obere hintere Abschnitt, und wird erst sekundär nach vorn verschoben. In gleichem Sinne wird dieser Process sich auch wohl bei den Amnioten vollzogen haben.

Über den ventralen dickfaserigen Abschnitt der Kommissur habe ich bereits weiter oben berichtet. Er kommt durch die Kreuzung der medianen Fasern des gemischten Längsfasersystems des metameren Hirns zu Stande (Fig. 65 *M**). Außerdem befindet sich aber

in diesem Theil der Kommissur auch ein guter Theil von gekreuzten Fasern aus dem primären Thalamus opticus (Fig. 65 mit roth), deren genaue Erörterung erst bei Besprechung des Zwischenhirns erfolgen soll. Der obere Theil der Kommissur gehört ausschließlich den Lobi optici an und führt Fasern aus dem einen Lobus in den anderen (Textfig. 23).

IV.

Das prächordale Hirn.

Bei sämmtlichen Vertebraten giebt es ein Stadium in der Ontogenese des Hirns, das als solches gewiss einem phyletischen entspricht, wofür der Umstand einsteht, dass bei Amphioxus zeitlebens ein ähnliches Verhalten persistirt. Dieser Zustand stellt sich bald nach der Schließung des Blastoporus oder selbst noch während dieses Processes nach erfolgter Zweigliederung des Hirnrohres ein.

Durch die spontan erfolgte Knickung des Hirnbodens und die dementsprechende Querfaltung am Hirndache, welche Faltung die erste Anlage der Commissura posterior, vor der nun die Anlage der Epiphyse liegt, vorstellt, erfolgt die Zweigliederung des Hirnrohres und wir haben nun das prä- und postchordale Hirn in seiner ersten Differenzirung vor uns[1]. Das prächordale Hirn in diesem Stadium wird allgemein als das »primäre Vorderhirn« oder das »Zwischenhirn« bezeichnet, obgleich diese letzte Benennung, da es zum Theil in das sekundäre Vorderhirn oder Großhirn und nur zum Theil in das definitive Zwischenhirn übergeht, unpassend ist und warum v. Kupffer auch die Benennung »Vorhirn« einführte. Dieses »Vorhirn« zeichnet sich aus durch einen konischen medianen Fortsatz, der den geschlossenen Neuroporus darstellt, eine bereits deutliche Infundibularaussackung und ein Tuberculum posterius. Dieser vorübergehende ontogenetische Zustand ist, wie uns dies v. Kupffer (52) gezeigt hat, bei Amphioxus zeitlebens erhalten, und wir finden all die angeführten Kennzeichen an der ventralen und frontalen Wand der sogenannten Hirnblase des Acraniers wieder. v. Kupffer möchte aber ganz richtig »den Hirnventrikel vom Amphioxus nicht mit dem Vorderhirn der Vertebraten in seiner defini-

[1] Dieses Stadium ist am besten aus dem durch v. Kupffer (52, Taf. IV Fig. 14) wiedergegebenen medianen Sagittalschnitt des Kopfes eines 57 Stunden alten Acipenser-Embryos zu ersehen. Es würde dieses Stadium beiläufig einem eines 72 Stunden bebrüteten Gänse-Embryo entsprechen, wie dies Mihalkovics (65, Taf. IV Fig. 34) abbildet.

tiven Begrenzung vergleichen, sondern mit der ursprünglich vorderen Abtheilung des zweigetheilten Hirns, die er als Vorderhirn benannt hat«.

Ich acceptire gern die Benennung »Vorhirn« und möchte das ontogenetische Stadium, das nun auch phyletisch fixirt ist, das Vorhirnstadium nennen.

Von diesem Vorhirnstadium gelangt es nun zu weiteren Differenzirungen, die eben durch Amphioxus nie erreicht werden. In den nächstfolgenden Stadien entwickelt sich aus der lateralen Wand des Vorhirns jederseits eine Blase, die in bekannter Weise zur Retina und deren Stiel zum Sehnerven wird. Dementsprechend entwickelt sich auf dem Boden des Vorhirns das Chiasma und der Recessus opticus. Auf dem dorsalen Dache entfaltet sich die Commissura posterior und die Epiphysenanlage immer deutlicher, und vor derselben entsteht eine dorsale Querfalte, das Velum transversum v. Kupffer's (Textfig. 1 *vt*), wodurch das Vorhirn in einen hinteren und vorderen Abschnitt abgegrenzt wird[1]. Nun erfolgt an dem vorderen Abschnitt des Vorhirns eine, wie ich ausdrücklich betonen möchte, laterale paarige Knospung, und diese beiden Ausbuchtungen werden zu dem »sekundären« Vorderhirn oder Großhirn[2].

Nach der Ansicht Mihalkovics' soll nun die embryonale Schlussplatte oder die frontale Wand des »sekundären Vorderhirns« nicht identisch mit der früheren Schlussplatte des »primären Vorderhirns« sein und zwar darum nicht, »weil sie mit dem sekundären Vorderhirn hervorgewachsen ist« (65, pag. 34). v. Kupffer's Verdienst ist es, diese irrige Auffassung Mihalkovics' widerlegt zu haben, indem er bei Acipenser zeigte, dass das »primäre Vorderhirn« außer dem allgemeinen Wachsthum keiner speciellen Vergrößerung unterliegt und somit die Schlussplatte zu jeder Zeit, also auch bei dem adulten Thier dieselbe bleibt. Der vordere Theil des

[1] Um dies zu demonstriren, eignen sich Selachier und Ganoiden unvergleichlich besser als die Teleostier, die in Folge großer Cänogenese Manches unklar zum Ausdruck gelangen lassen.

[2] Die paarige Anlage des sekundären Vorderhirns lässt sich nirgends besser feststellen wie bei den Haien; so konnte ich diese Weise der Anlage bei Mustelus auf das Deutlichste erkennen. Ich betone dies, weil ja bekanntlich die zuerst von Miklucho-Maclay angegebene unpaare Anlage der früheren Angabe einer paarigen Anlage von Baer, Remak und Reichert immer mehr den Boden entzogen hat, und besonders durch Mihalkovicz eine ganz irrige Vorstellung von der Bildungsweise des »sekundären Vorderhirns« aufgekommen ist.

Vorhirns wurde somit in das definitive Vorderhirn einbezogen, und aus dem hinteren Theil entfaltet sich das definitive Zwischenhirn oder das Thalamocephalon. Das Velum transversum bildet die hintere Grenze des Großhirns.

Mit dieser Eintheilung fällt auch jene Burckhardt's (11) in so fern zusammen, als auch er an dem definitiven Hirn der Amphibien die vordere Adergeflechtfalte (Velum transversum) als vordere Grenze für das definitive Zwischenhirn annimmt.

Es lässt sich somit die Grenze des definitiven Zwischenhirns bei den Fischen genauestens bestimmen. Denken wir uns von dem freien Ende des bogenförmigen Velum transversum der Knochenfische (Fig. 41 *vt*) oder der etwas komplicirteren Epithelduplikatur der Selachier (Fig. 80 *vt*) eine Verbindungslinie knapp vor das Chiasma optica (*opt*) gezogen (Fig. 41 *y'*; Fig. 80 *x'*)[1], so haben wir die Begrenzung des definitiven Zwischenhirns dem Vorder- oder Großhirn (*Svh*) gegenüber. Die Grenze dem metameren oder chordalen Hirn gegenüber hätten wir bereits erörtert; medianwärts erhalten wir sie, indem wir uns das vordere Ende der Commissura posterior gleich hinter der Mündung der Epiphysendrüse durch eine Linie mit dem Sulcus interencephalicus verbunden denken (Figg. 41, 80 *x*). Sonach umfasst das Zwischenhirn dorsalwärts die Epiphyse (*epd*), die beiden Habenularganglien (*gh*), die diese verbindende Habenularkommissur (*ch*) und noch eine dünne dorsale Decklamelle (Figg. 41, 74, 80 *z*), die zwischen den Habenularganglien und dem Velum transversum ausgespannt ist und das dünne Zwischenhirndach genannt werden soll. Ventralwärts beginnt das Zwischenhirn vor dem Chiasma (*opt*), fasst somit dieses in sich, dann folgt der dicke Theil der Lamina postoptica (*l.po*) mit der Commissura postoptica (*c.po*) und die dünne Lamelle der Lamina postoptica, die dann kontinuirlich in den Saccus vasculosus (*sv*) übergeht. Ventralwärts ist das Zwischenhirn durch eine dicke Wand gebildet, welche bei Selachiern und Knochenfischen sich verschieden gestaltet (Figg. 41, 80) und vor Allem die Commissura infundibularis (*c.in*) in sich schließt. Nach dorsalwärts setzt sich diese dicke hintere Wand in das Tuberculum impar (*t*) fort, das seinerseits die Tuberculkreuzung (*L*) in sich schließt und an den Sulcus interencephalicus grenzend, den caudalen Abschluss des Zwischenhirns bildet. Dieser ganze mittlere Theil des Zwischenhirns zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt;

[1] Siehe auch Textfigur 1.

den ersteren (*Zh*) nenne ich den Thalamustheil, den letzteren (*J*) den Infundibulartheil. Der Infundibulartheil ist bekanntlich nach caudalwärts gerichtet und in denselben öffnet sich lateralwärts jederseits je ein Lobus inferior, welche hohlkugeligen Ganglien den ventrolateralen Abschluss des Zwischenhirns bilden.

Das Zwischenhirn (*Zh*) ist für uns somit kein Theil des prächordalen Hirns, das als solches in der Ontogenese bestanden und in das definitive Verhalten direkt übergegangen wäre, sondern ist der hintere größere Abschnitt des Vorhirns (Figg. 41, 80, Textfig. 1 *Zh* + *Svh*), dessen vorderes Stück (*Svh*) in das sogenannte sekundäre Vorhirn oder Großhirn unverändert übergegangen ist.

Nach dieser allgemeinen Schilderung des Zwischenhirns möge nun dessen specielle Erörterung folgen, und zwar zuerst jene des einfacheren Zwischenhirns von Scyllium und erst dann jenes der Forelle.

A. Das Zwischenhirn.

Edinger, der über das Zwischenhirn der Selachier die ausführlichste Abhandlung geliefert hat (17), bestimmt das Gebiet des Zwischenhirns ungenau[1]; er rechnet zum Zwischenhirngebiet (l. c. pag. 8) jenes Gebiet, »welches hinter der Vorderhirnanschwellung beginnt, ventralwärts in das Infundibulum sich fortsetzt, dorsalwärts durch den Plexus choroideus und die Ganglia habenulae mit der beide verbindenden Commissura Ganglia habenulae, nebst der Epiphysenbasis begrenzt ist«. Des Weiteren soll »die frontale Grenze wahrscheinlich mit dem immer an gleicher Stelle liegenden Chiasma gegeben sein. Die caudale ist nicht sicher zu bestimmen, wenigstens nicht am ausgebildeten Organe. Es gehen hier Zwischen- und

[1] Auch die Aussage, der sogenannte Pedunculus cerebri entspreche in Wahrheit »dem größten Theil dessen, was bei höheren Wirbelthieren Thalamus opticus wird«, und »es lagern sich seinem Gebiete später in der Thierreihe die Thalamusganglien auf und an«, ist sehr allgemein gehalten und darum nicht recht verständlich. Denn obgleich ja Edinger nicht den ganzen Pedunculus cerebri, sondern nur dessen größten Theil zum Thalamus opticus werden lässt, so bleibt es ungewiss, welches Stück er unter dem »größten Theil« versteht, denn der allervorderste Theil gehört ja, wie wir aus Fig. 80 deutlich erkennen können, zum Vorder- oder Großhirn. Auch könnte die Aussage, »es lagern sich seinem Gebiete später in der Thierreihe die Thalamusganglien auf und an«, in so fern zu Missverständnissen führen, als man nicht wissen kann, wie Edinger diese Auflagerung sich vorstellt; — als eine Daraufschiebung aus fremdem Gebiet?

Mittelhirn unmittelbar in einander über«. Die Pars infundibularis, »in der mehr enthalten ist als das Gebiet des Infundibulums der anderen Wirbelthiere erkennen lässt«, und die Lobi laterales infundibuli, Lobus infundibuli (synon. mit L. inferiores) werden unterschieden. Die caudale Verlängerung des Infundibulums wird unter dem Namen Lobus posterior s. Saccus infundibuli aufgeführt.

In seinen Vorlesungen (19, pag. 119) nennt EDINGER die nächste Gegend der Ganglia habenulae »Epithalamus«, die ventralen Theile (»mehrere Ausstülpungen«) »Hypothalamus«, und bloß den zwischen beiden liegenden mittleren Theil den »Thalamus«. Von diesen soll »aber nur der Epithalamus in seinem Aufbau konstant, die anderen beiden Theile aber je nach der Thierart[1] recht wechselnd sein«. Dann meint EDINGER, dass »frontal das Zwischenhirn vom Schädelraum geschieden wird durch die Lamina terminalis«. Dies ist aber entschieden ganz unrichtig, denn die Lamina terminalis liegt ja vor dem Velum transversum, und dazu braucht es keiner weiteren Argumentation, um zu zeigen, dass dieser Abschnitt des KUPFFER'schen Vorhirns gänzlich in das Vorder- oder Großhirn aufgeht.

Die Ganglia habenulae sollen bei jungen Thieren von Scyllium catulus und Mustelus fast kreisrund sein und jedes von ihnen geweblich aus zwei sehr verschiedenen Theilen bestehen, einem frontalen und einem caudalen. Beide Ganglien sind »durch eine breite Brücke unter einander verbunden«. Bei ausgewachsenen Thieren von Scyllium ist von den zwei Habenularganglien nur das eine gut ausgebildet (29, pag. 19), doch wird nicht angegeben, welches das größere Ganglion sei. Aus den Gangliis ziehen folgende Züge zu anderen Hirntheilen. Ein Tractus Ganglii habenulae ad Mesocephalum; das bekannte Fasciculus retroflexus und ein Tractus descendens Ganglii habenulae; dieser tritt medianwärts, kreuzt sich mit der der anderen Seite und zieht »dann an der Außenseite des Zwischenhirns herab«; auf diese Weise kommt die Haubenkommissur oder OSBORN's Commissura superior zu Stande. Endlich giebt es noch ein viertes System von ausschließlich marklosen Fasern, »die aus dem frontalen in den caudalen Abschnitt eindringen«. Bei erwachsenen Exemplaren von Mustelus sah EDINGER auch einen Tractus Ganglii habenulae ad

[1] Es ist mir nicht recht verständlich, was EDINGER hier mit »Thierart« meint; meint er wirklich, dass bei verschiedenen Species einer Gattung die genannte Variation besteht? Dies ist wohl kaum denkbar. Oder versteht er unter »Thierart« am Ende eine andere Klasse? Dies will mir aber auch nicht recht einleuchten.

prosencephalon, und bei den Reptilien (30) hat er außerdem festgestellt, dass es ein ganzes System von Fasern giebt, das aus den Haubenganglien in das Großhirn sich begiebt. Alsdann giebt es ein Bündel in den Cortex des Großhirns, ein solches in die Commissura anterior, ein Tractus transversus taeniae und endlich ein mächtiges Bündel, den Tractus olfactorius habenularis, welches in den Tuber taeniae und zum Theil in die Area olfactoria zieht. Der Tractus olfacto-habenularis und der cortico-habenularis bilden zusammen die sogenannten Thaeniae thalami. Zur Vervollständigung möchte ich anführen, dass Viault (92) bei Selachiern einen Theil des Opticus in den »petits tubercules«, wie er die Ganglia habenulae nennt, entspringen lässt. Früher wollte ein anderer französischer Forscher, Dumeril, den Ursprung des ganzen Opticus dorthin verlegen. Edinger erwähnt nichts davon, solche Opticusfasern gesehen zu haben, führt jedoch obige Angaben an. Wegen der vielfachen Beziehungen der Ganglia habenulae hält Edinger ganz richtig dafür, dass in ihnen alte Bestandtheile des Hirns vorliegen, ohne freilich sich auf phyletische Betrachtung über dieselben einzulassen oder nähere Angaben darüber zu machen, was er unter alten Bestandtheilen meint. Wörtlich heißt es: »Diese Konstanz aller mit den Ganglien des Epithalamus zusammenhängenden Gebilde weist darauf hin, dass es sich hier um eines der Grundsysteme des Gehirns handelt, die früh erworben, immer zu dessen zweckmäßiger Thätigkeit erforderlich bleiben. Die Verbindung mit dem Riechapparate lässt annehmen, dass es sich um einen dahin gehörigen Mechanismus handelt. Da er aber auch bei solchen Säugern vorhanden ist, die kaum Riechnerven haben — Lotheissen —, so kann das System der Ganglien nicht ein Bestandtheil des Riechapparates selbst sein, muss vielmehr nur zu ihm in einer festen Beziehung gedacht werden« (19, pag. 123—124). Aus dem Zwischenhirn lässt Edinger, aber wie wir weiter oben sahen unrichtiger Weise, den Fasciculus longitudinalis posterior und zwar aus dessen »medialstem Grau« entspringen; ferner die gekreuzten Bindearme in das Kleinhirn. Im ventralen Zwischenhirngebiet löst sich ein Zug des basalen Vorderhirnbündels auf. Dicht hinter dem Chiasma liegt die Commissura transversa Halleri s. Commissura postoptica, und die Decussatio der Mantelbündel oder D. postoptica, deren Fasern »sich nahe der lateralen Außenfläche rückwärts und auswärts wenden, um sich im hinteren Bereich des Mittelhirns nahe dem Dache dann der weiteren Beobachtung zu entziehen«. Auch die Decussatio infundibuli, »welche aus der dorsalen

Gegend des Zwischenhirns (oder schon aus dem Mittelhirn) beiderseits herabsteigt«, gehört dem Zwischenhirn an. Diese mehr zerstreuten Fasern vereinigen sich zu zwei bis drei dicht neben einander liegenden Bündelchen und begeben sich nach erfolgter Kreuzung an der Stelle, wo die beiden »lateralen Säcke (wohl die Lobi inferiores Haller)[1] vom Mittelstück des Infundibulums abgehen«, in der Seitenwand nach hinten, »wo sie bis in die Falten des Saccus vasculosus verfolgt werden können« und wo sie, wie es scheint, sich auflösen. Im hinteren Theil des Zwischenhirns giebt es dann nach Edinger noch eine »hintere Commissur des centralen Höhlengraus«, und etwas weiter rostralwärts eine »ventrale Kreuzung des centralen Höhlengraus«.

Über die Außenseite des Zwischenhirns zieht der aus dem Mittelhirndache stammende Sehnerv einher, doch theilt darüber Edinger nichts mit, dass der Sehnerv auch aus dem Zwischenhirn Verstärkung erhalten würde.

Da die Vorderhirnbündel im Zwischenhirn enden oder doch auch nach Edinger dazu topographische Beziehungen haben, so mögen die Angaben dieses Autors über dieselben schon hier besprochen werden. Das aus den dorsalen Abschnitten des Vorderhirns stammende Mantelbündel zieht jederseits vorn dicht neben dem basalen Vorderhirnbündel, doch lateralwärts von demselben gelegen und noch weiter hinten den Sehnerv überziehend, caudalwärts. »Am hinteren Rande des Tractus opticus wenden sich seine Fasern medianwärts und kreuzen mit denjenigen, welche von der anderen Seite kommen, in der mächtigen Kreuzung der Mantelbündel . . . Diese liegt also caudal vom Chiasma und direkt ventral von der Decussatio transversa . . . Nach der Kreuzung ziehen die Fasern der Mantelbündel schräg aufsteigend über das Zwischenhirn weg und senken sich, an dessen caudalen Theilen angelangt, in die Tiefe des Mittelhirndaches, das sie in dieser Gegend erreichen. Weiter konnten sie nicht verfolgt werden« (17, pag. 28). Vom basalen Vorderhirnbündel »liegt ein Theil... ventralwärts und endet,« wie wir schon mittheilten, »im Infundibulartheil des Zwischenhirns, ein anderer zieht weiter und ist noch dicht hinter der Mittelhirnbasis nachweisbar«. Was nun mit diesem letzten Theil des basalen Vorderhirnbündels geschieht, bleibt ungewiss, denn obgleich Edinger bei Reptilien, speciell bei Lacerta diesen Theil des Bündels so abbildet, wie wenn er in den

[1] Ich nehme an, dass es bloß ein Versehen ist, wenn Edinger (19, pag. 124) behauptet, die Lobi inferiores seien »bei Selachiern kaum angedeutet«.

Funiculus posterior gelangen würde (16, Taf. IV Fig. 35), so sagt er später (18, pag. 341) für die Reptilien ausdrücklich: »Das Vorderhirn ist auf das innigste mit den Ganglien des Zwischenhirns und wahrscheinlich durch eine dünne Bahn[1] mit dem Mittelhirn verbunden. Fasern zum Kleinhirn, zur Oblongata oder zum Rückenmarke sind nicht festzustellen.«

Indem weiterhin auch die Angaben anderer Autoren an Ort und Stelle berücksichtigt werden sollen, möchte ich jetzt zur Beschreibung der eigenen Beobachtungen am Zwischenhirn von Scyllium übergehen.

Wie Edinger für Scyllium fand, tritt die Asymmetrie der Ganglia habenulae erst bei den erwachsenen Thieren auf. Ähnlich fand ich es auch bei Scyllium catulus und Mustelus laevis; dies aber gilt als ein Beweis dafür, dass die Asymmetrie dieser Gebilde ein erst spät bei den Selachiern erworbener Zustand ist. Freilich tritt, wie zuerst Ahlborn (1) mittheilte, eine Asymmetrie der Haubenganglien auch bei Petromyzon auf, doch ist schon aus dem eben angeführten Grunde nicht anzunehmen, dass diese Asymmetrie von Petromyzon von gemeinsamen Eltern mit den Selachiern gleichzeitig erworben wurde, sondern sie ist in beiden Abtheilungen zwar aus gleichem Grunde, doch unabhängig von einander entstanden zu denken. Nach Goronowitsch (34, pag. 436) soll auch bei Acipenser eine Asymmetrie der Haubenganglien sich vorfinden und das rechte Ganglion mächtiger entwickelt sein wie das linke. So weit meine Erfahrungen reichen, kommt eine solche Asymmetrie bei den Knochenfischen nicht vor, sondern es verhalten sich diese Ganglien durchaus so symmetrisch wie bei den Salmoniden. Wir wissen zur Zeit nicht, wie es sich in dieser Beziehung bei den Knochenganoiden verhält, und dann ist es schwer zu entscheiden, ob die Knorpelganoiden diese Asymmetrie ererbt oder erworben haben. Es wäre ja in Anbetracht dessen, dass bei den Cyclostomen die Asymmetrie nicht ererbt, sondern erworben wurde, leicht möglich, dass dieselbe auch bei den Ganoiden nicht ererbt von gemeinsamen Fischahnen, sondern von den Knorpelganoiden bloß erworben wurde. Jedenfalls wäre das Verhalten bei den Knochenfischen sehr schwer verständlich, wenn es sich herausstellen sollte, dass ihre Ahnen, die Knochenganoiden, die Asymmetrie der Haubenganglien besitzen.

Ein gemeinsamer Zug in der Asymmetrie der Haubenganglien

[1] Die für Lacerta abgebildete Bahn (16, Taf. IV Fig. 35) ist durchaus keine dünne Bahn, doch liegt hier wohl ein Irrthum vor, wie ich bei Scyllium nachweisen werde.

ist es, dass ein differenzirter Theil des linken Ganglions nach rechts wanderte und, mit dem rechten Ganglion verwachsend, diese vergrößert.

Bei Scyllium catulus kann ich jene Angabe Edinger's, dass das eine Ganglion viel kleiner als das andere sei, nicht bestätigen und nehme an, dass Edinger ein anomaler Fall vorgelegen hatte. Es giebt caudalwärts sogar eine Stelle, nämlich das caudalwärtige Ende der beiden Ganglien, wo auf dem Querschnitte beide Ganglien völlig symmetrisch sind (Fig. 76, 77 *gh*). Etwas weiter rostralwärts davon sehen wir dann (Fig. 75), dass das linke Ganglion (*gh.l*), das nur um weniges kleiner wie das rechte (*gh.r*) ist, sich in einen medialen und einen lateralen Abschnitt differenzirt hat. Rostralwärts hört das linke Ganglion früher auf wie das rechte (Fig. 74), woraus allerdings hervorgeht, dass das linke an Umfang etwas schwächer als das rechte ist, doch ist diese Größendifferenz gering und wird gewissermaßen dadurch aufgehoben, dass das linke Ganglion (Fig. 28 *D.gh.l*) breiter als das rechte (*gh.r*) ist. Schon Edinger hatte richtig angegeben, dass geweblich in den Haubenganglien ein vorderer Abschnitt von einem hinteren zu scheiden sei. Auf horizontalen Längsschnitten lässt sich dies gut feststellen. Man sieht aus solchen (Fig. 28 *D*), dass die beiden Ganglien mit der hinteren Hälfte ihrer medianen Seiten unter einander fest verwachsen sind. Diese Verwachsung liegt unterhalb der Haubenkommissur (Fig. 76 *ch*), und unterhalb der Verwachsungsstelle befindet sich eine tiefe Längsrinne, welche dann vorn beide Ganglien von einander völlig abgrenzt. Die vorderen Seiten der Ganglien (Fig. 28 *D*) werden von einer breiten Ganglienzellschicht eingenommen, in welcher die kleinen Ganglienzellen in Ringen — eigentlich in Form von Hohlkugeln — an einander gereiht sind, wodurch auf Schnitten ein zierliches Mosaikbild entsteht. Der caudale Theil der Ganglien besteht aus einem feinen Nervennetz, dem größere Ganglienzellen einlagern. Aus diesem Theil sammeln sich die Faserbündel des Ganglions, und auf dem horizontalen Schnitte (Fig. 28 *D*) sieht man recht deutlich, wie aus dem hinteren Theil des rechten Ganglions (*a*) die Bündel des Funiculus retroflexus sich konstruiren. Ich habe diese Stelle mit der angrenzenden Rindenschicht auf die Histologie hin verfolgt und verwandte zu diesem Zwecke gut gebräunte Osmiumpräparate. Da sieht man denn (Fig. 58)[1] die kleinen multipolaren mit gleichstarken

[1] Dies Präparat ist leider umgekehrt auf den Objektträger aufgeklebt worden und man möge das Bild sich von rechts nach links umgelegt denken

Netzfortsätzen versehenen Ganglienzellen, deren Zellleib nur als ganz schmaler Saum den verhältnismäßig großen, scheinbar wenigstens kernkörperchenlosen Kern umgiebt, in der Rindenschicht in kleinen Kreisen neben einander gruppirt. Das innerhalb des Zellringes gelegene zellenfreie Gewebe wird von einem sehr feinen, doch deutlichen Nervennetz ausgefüllt, in das die Fortsätze der kleinen Ganglienzellen sich auflösen. In dem caudalen Abschnitt der Ganglien liegen größere Ganglienzellen, welche durch die Osmiumsäurebräunung sehr verschiedene Tinten erhalten. Auch diese Zellen besitzen einen verhältnismäßig großen Zellkern, in dem kein Kernkörperchen auffindbar war. Diese Zellen besitzen viele kürzere Netzfortsätze und einen kräftigen Achsencylinderfortsatz; die ersteren lösen sich in das centrale Nervennetz, das weitmaschiger als jenes in der Rindenschicht ist, auf; die Achsencylinder werden zu Elementen der verschiedenen — hier auf dem Präparat speciell des Fasciculus retroflexus — Bündel, die dann aus den Haubenganglien in andere Hirngebiete sich begeben. Man sieht aber, und darauf möchte ich ausdrücklich aufmerksam machen, auch stärkere Fortsätze von außen kommend, zwischen diesen Ganglienzellen im ventralen Nervennetze sich auflösen. In der Rindenschicht fanden sich nie Achsencylinder und von auswärts kommende stärkere Fasern vor. Auffallend ist ferner die geringe Betheiligung von neuroglialem Gewebe in dem Aufbau der Haubenganglien; ich vermochte außer den oft recht langen Fortsätzen der Ependymzellen sonst keine neuroglialen Elemente aufzufinden, doch möchte ich ihr Vorkommen in Anbetracht dessen, dass solche in den Haubenganglien von Salmo vorkommen, nicht ganz in Abrede stellen.

Die Asymmetrie der Haubenganglien, welche das linke Ganglion angeht, besteht nun darin, dass ein großer Theil der Rindenschicht sich in Form eines eiförmig oblongen Abschnittes (Fig. 28 *D.gl'l*), der nun eine mediane Lage einnimmt und an das rechte Ganglion, speciell an dessen Rindenschicht anstößt, sich aus dem Ganglion herausdifferenzirt hat. In den durchaus symmetrischen Haubenganglien der Forelle sind, wie wir weiter unten sehen werden, die Ganglienzellen unter einander vermengt; es liegen solche ohne Achsencylinder und mit einem solchen gleichmäßig vertheilt corticalwärts in den Ganglien. Bei Scyllium ist nun in so fern eine Differenzirung innerhalb der Haubenganglien eingetreten, als diejenigen Zellen, die bloß Netzfortsätze aufweisen, sich topographisch von denen mit Achsencylindern getrennt haben. Dadurch nun, dass diese Zellen im linken Ganglion zum Theil wenigstens sich in ein

specielleres Gebiet koncentriren als im rechten, kommt es zu einer asymmetrischen Ausbildung, und wenn dieser mediane Abschnitt sich dem rechten Ganglion inniger anschmiegt, gelangt es zu einer scheinbaren Vergrößerung des rechten Ganglions (Petromyzonten, Knorpelganoiden).

Es sollen nun die Faserzüge aus den Haubenganglien erörtert werden. Wenn man die vorderste Haubengangliengegend an Weigert'schen quergeschnittenen Präparaten untersucht, so findet man unterhalb jedes Haubenganglions ein Längsbündel (Fig. 74 *mb'*), das median und lateralwärts von aus dem Haubenganglion kommenden dorsoventral gerichteten Bündeln (*f* und *of*) umfasst wird. Das Längsbündel ist die dorsale Portion des Mantelbündels (Fig. 79 obere rothe Linie), und die dorsoventral gerichteten Bündel aus dem Haubenganglion sind jenes Fasersystem, welches Edinger als Tractus descendens Ganglii habenulae bezeichnet und von dem ein rostrales Bündel als Tractus Ganglii habenulae ad prosencephalon sich abzweigen soll. Dies letztere Bündel habe ich jedoch nicht beobachtet, und auch Edinger vermuthet dessen Vorhandensein »aus der Analogie mit ähnlichen Zügen bei Amphibien«. Es liegt mir fern, das Vorhandensein dieses Bündels zu bezweifeln, jedenfalls wird es, der dorsalen Portion des Mantelbündels sich beimengend, in das Großhirn gelangen und wohl darum der Beobachtung schwer zugänglich sein (siehe Fig. 79 schwarze Linie). Anders verhält es sich mit dem größeren Theil dieses dorsoventral gerichteten Systems. Ein großer Theil sowohl von den lateralen als auch von den medianen gelegenen Fasern gelangt in das unterhalb der Haubenganglien gelegene Zwischenhirn und verästelt sich hier in dessen Nervennetz. Diesen Theil des Systems nenne ich die Hauben-Zwischenhirnbahn. Ein geringer Theil aus den median gelegenen Bündeln dieses Systems (Fig. 74 *of*) gelangt zwischen die Fasern des Opticus (*opt*) und wird zu Opticusfasern, oder mit anderen Worten, der Opticus bezieht auch Fasern aus den Haubenganglien, wie dies bereits Dumeril und Viault angegeben haben und wie es bei Salmo noch ausführlicher erörtert werden soll. In diese Systeme gelangen gewiss durch die Haubenkommissur (Figg. 75, 76 *ch*) hindurch auch Fasern aus dem anderseitigen Ganglion.

Edinger (17, pag. 13) giebt an, dass sich die ventralen Theile seines Tractus descendens Ganglii habenulae »mit denen von der anderen Seite sich kreuzen und dann an der Außenseite des Zwischenhirns herabziehen« sollen; dies soll im caudalen Abschnitt der

Haubenganglien erfolgen. Ich kann es mir nicht recht vorstellen, wo diese Kreuzung so stattfinden könnte, dass die gekreuzten Fasern noch »an der Außenseite des Zwischenhirns herabziehen« könnten, und man wird mir nach der Betrachtung der Querschnitte dieser Gegend (Figg. 74, 77) wohl auch Recht geben. Eine solche Kreuzung blieb mir völlig unbekannt.

Der Tractus Ganglii habenulae ad mesocephalum zieht, wie dies Edinger richtig angegeben hat, aus jedem Haubenganglion dorsalwärts (Fig. 79 *f.hab*) in das Tectum opticum, und wie ich hinzufügen möchte, sind die beiden Bündel (Textfigg. 22, 23 *f.hab*) dorsomedian, oberhalb der Verwachsungsstelle der Lobi optici weit caudalwärts bis in die Oculomotoriusgegend hin verfolgbar.

Vom Funiculus retroflexus möge nur so viel erwähnt werden, dass er auf der rechten Seite viel früher entsteht als auf der linken. Auf der rechten Seite zuerst noch im Ganglion gelegen, besteht er aus perlschnurförmig über einander gelegenen Bündeln (Figg. 75, 76 *frf'*) und behält diese Anordnung auch weiter caudalwärts (Fig. 77). Das linke schwächere Bündel wird erst in der caudalsten Gegend der Haubenganglien in Form eines kompakten Bündels erkennbar.

Da die beiden Großhirnbündelpaare zum größten Theil im Zwischenhirn liegen und dort auch ihr Ende finden, so mögen sie hier erörtert werden. Das jederseitige Mantelbündel zieht, in eine obere kompaktere (Fig. 79 obere rothe Linie) und in eine ventrale diffusere (untere rothe Linie) Portion getheilt, aus dem dorsalen Theil des Großhirns dem Rindentheil (*Svh*) nach caudalwärts. Die beiden Portionen (Fig. 74 *mb'*, *mb*) sind von einander jedoch nicht getrennt, sondern hängen durch eine dünne Zwischenschicht unter einander zusammen; besonders ist dies in der mittleren Haubengangliengegend, wo die Fasern der oberen Portion sich an der äußersten Lateralseite nach ventralwärts biegen, deutlich zu sehen. Aber auch in der vorderen Haubengangliengegend sieht man Fasern aus der oberen Portion nach unten in die ventrale Portion gelangen (Fig. 74). Auf diese Weise bildet das ganze Mantelbündel des Großhirns in der Zwischenhirngegend eine äußerste Belegschicht an der lateralen Zwischenhirnwand, deren dickste Partien dorsal (Fig. 74 *mb'*) und ventrolateral (*mb*) sich befinden. In der mittleren Gegend der Opticuskreuzung gelangen nun die gesammten Bündel der oberen Portion nach unten (Fig. 79 mit roth), und zieht das Mantelbündel in dieser einheitlichen Form, lateralwärts von den Opticis gelegen (Fig. 28 *C.mb*), bis hinter die Opticuskreuzung (*opt*).

Hier theilt sich die Bündelschicht in zwei Portionen. Die innere Portion (Figg. 28 *C*, 77 *a*) gelangt medianwärts hinter die Opticuskreuzung und kreuzt sich hier mit der der anderen Seite, wodurch die gekreuzten Bündel einen Theil der als Commissura postoptica (Figg. 28 *C*, 79, 80 *c.po*) oder auch Commissura transversa Halleri bekannten Kreuzung bilden. Die äußere Partie (Figg. 28 *C*, 77) gelangt weiter caudalwärts bis in die laterale Seite des jederseitigen Lobus inferior (*l.infer*) und löst sich hier allmählich zwischen der Ganglienzellschicht des gleichseitigen Lobus (*vg'*) auf. Ähnlich verhält es sich auch mit dem gekreuzten Theil der Mantelbündel, nur dass er in dem anderseitigen Lobus sich auflöst, aber nie in der Tiefe des Mittelhirndaches, wie dies Edinger angiebt. Somit findet das Mantelbündel des Großhirns gekreuzt und ungekreuzt sein Ende in dem gleichseitigen und anderseitigen Lobus inferior.

Das basale Vorderhirnbündel jeder Seite zieht, in der Querebene in der Form eines Ovoids mit ventral dichterem Theil, aus dem basalen Abschnitte des Großhirns, wie uns dies Edinger gelehrt hat, durch den ganzen ventrolateralen Theil des ursprünglichen Vorhirns (Fig. 79 *bvhb*) caudalwärts. In der Gegend der Opticuskreuzung wird es vielfach von dorsoventral ziehenden Opticusbündeln durchsetzt (Fig. 74), oder wenn wir wollen, es durchsetzt den cerebralen Opticus (Fig. 28 *C.bvhb*). Hinter der Opticuskreuzung gelangen Fasern aus ihm in die Ganglienzellschicht des hier noch nicht hohlen Lobus inferior (Figg. 77, 79 *vg'*) und splittern sich hier völlig auf. Andere medianwärtige Fasern gelangen in den gleichseitigen ventralen Zwischenhirnkern (*vzhk*) und lösen sich hier auf. Der hinterste Theil des Bündels setzt sich jederseits, dorsalwärts über dem Lobus inferior gelegen, über diesen hinweg, und seine letzten Fasern gelangen bis zu jener caudalsten Ausbuchtung des Zwischenhirns (*w*), die als Saccus infundibuli bekannt ist. Behaupten kann ich aber, dass es hier weder zu einer Kreuzung der beiderseitigen Bündel, noch zu einem Weiterverlauf derselben in das metamere oder chordale Hirn kommt, sondern die Fasern splittern sich oberhalb der Lobi inferiores im Zwischenhirn auf. Also auch nach meinen Erfahrungen hören die Großhirnbündel innerhalb des Zwischenhirns auf.

Es liegt nach Edinger »dorsal und etwas caudal vom Chiasma die Decussatio s. Commissura transversa«, deren beiderseitige Schenkel »medial von den Opticusbündeln in das Mittelhirndach« gelangen

sollen (17, pag. 25). Aber in dieser Kommissur, nämlich in der »Commissura postoptica«, kreuzen auch die inneren Portionen der Mantelbündel und, wie wir bei der Forelle sehen werden, auch noch die beiden vorderen Kommissuralbündel der Nuclei rotundi. Bei Scyllium ist außerdem dieses »Kommissurensystem« deutlich in zwei vollständig gesonderte Abschnitte getheilt. Der untere Abschnitt liegt ganz ventral hinter dem Chiasma (Figg. 79, 80 *c.po*; Fig. 77 *a*) und enthält die Kreuzung der inneren Portion der Mantelbündel und jene Kommissur aus dem ventralen Zwischenhirn, die bei Teleostiern aus den Nuclei rotundi herstammt. Ich kann somit dieses »Kommissurensystem« nicht für ein einheitlich zusammengehörendes betrachten — auch Edinger sieht übrigens von der althergebrachten Auffassung ab — und nenne die ventrale Kommissur die Commissura postoptica inferior. Die andere Kommissur liegt zwar gleichfalls caudal vom Chiasma, doch dorsalwärts von der Commissura postoptica inferior, und ich nenne sie daher die Commissura postoptica superior (Figg. 77, 79, 80 *c.po.s*). Diese Kommissur führt ausschließlich nur Kreuzungsfasern aus dem Lobus opticus, die (Fig. 77 *optk*) dorsoventral ziehend, ventral medianwärts biegen, den oberen Theil des ventralen Zwischenhirnkernes durchsetzen und, in so fern sie nicht schon in diesem Kern sich verzweigten, medialst mit dem der anderen Seite sich kreuzen. Ihr Ende finden diese Bündel (oder zum Theil möglicherweise auch ihren Anfang) in dem ventralen Zwischenhirnkern (*vzhk*), und zwar zum geringen Theil in derselben, zum größten in der anderwärtigen Seitenhälfte. Außerdem gelangen noch viele Fasern aus dem Lobus opticus in den Lobus inferior und wohl auch vice versa. Zum Theil (Textfig. 23 *m*, *m'*) sind diese Fasern mit demjenigen Fasersystem zu vergleichen, welches bei der Forelle sehr weit nach hinten verschoben an der Commissura ansulata in die Lobi inferiores gelangt (Fig. 19 *mlf*), zum Theil sind es aber auch gekreuzte Fasern aus der Commissura posterior (Textfig. 23 *n*), die hierher gelangen und deren genaues Verhalten mir unbekannt blieb.

Offenbar hat das Verhalten der Commissura postoptica superior Edinger irre geführt, der, wie wir es schon sahen, der Meinung ist, die gekreuzten Fasern des Mantelbündels zögen dorsalwärts und gelangten in den Lobus opticus. Diesen Irrthum denke ich nun beseitigt zu haben.

Die Commissura infundibuli oder, wie sie Edinger nennt, die »Decussatio infundibuli« möge erst bei der Forelle erörtert werden,

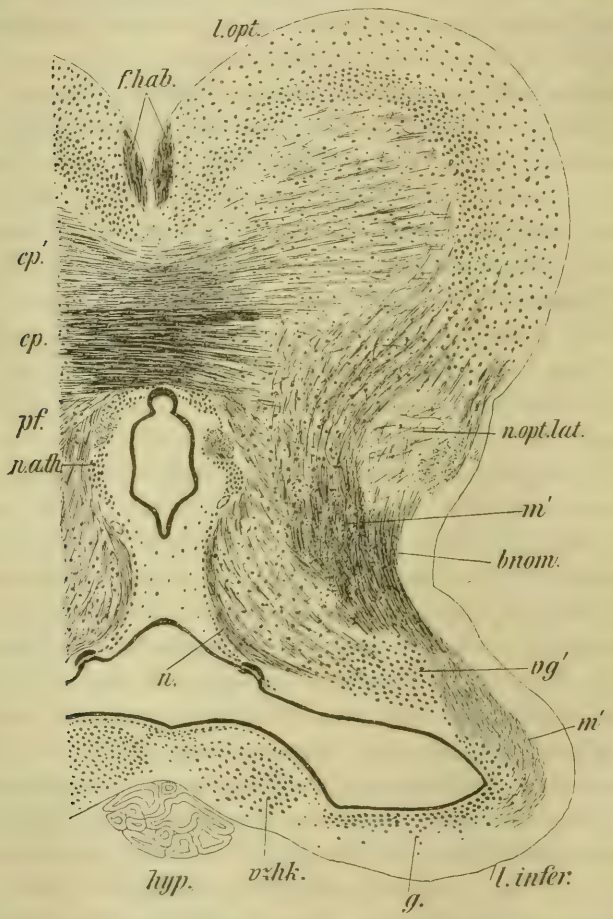
und so können wir denn auf die Besprechung der Zwischenhirnganglien mit Ausschluss der schon besprochenen Haubenganglien übergehen. Um das Ventrikel des Zwischenhirns herum liegt die Ganglienzellschicht nicht fest dem Ependym an, sondern zwischen beiden befindet sich eine zellenlose Schicht (Figg. 74, 77), welche aus Neuroglia und einem feinsten Nervennetz besteht; darauf folgt die Ganglienzellschicht. Diese durchsetzt das ganze Zwischenhirn des vorderen Abschnittes durchaus gleichmäßig (Fig. 74), und es gerathen selbst in die Basalbündel des Vorderhirns einzelne Ganglienzellen und Neurogliazellen hinein. Erst hinter dem Chiasma tritt auch in dem dorsalen Theil des Zwischenhirns eine Differenzirung bezüglich der Gruppirung der Ganglienzellen auf. Man findet knapp hinter dem Haubenganglion, dass die der zellenlosen Schicht unter dem Ependym am nächsten gelegene Ganglienzelllage in eine ganz dünne Schicht sich gruppirt, die ventralwärts mit der der anderen Seite verschmilzt (Fig. 77). Hierauf folgt lateralwärts eine weniger zellenreiche Lage und dann die das ganze dorsale Zwischenhirn gleichmäßig durchsetzende Ganglien- und Neurogliazellschicht. Dorsalwärts, dort, wo die periependymale Ganglienzellschicht unter dem jederseitigen Funiculus retroflexus (*frf*) an das Haubenganglion stößt, befindet sich eine etwas großzellige Ganglienzellanhäufung (Figg. 77, 79 *n.a.th* und Textfig. 23 *n.a.th*). Diese besitzt eine etwas oblonge Form (Fig. 79), die der Längsachse des Körpers nach gerichtet ist, und reicht bis an die Commissura posterior (*cp*). Dieser Kern liegt somit in dem dorsalen Theil des Zwischenhirns und ist gut umschrieben. Ventralwärts von diesem Kern befindet sich ein schmales, doch tiefes Längsbündelsystem (Fig. 77 *f*), das fast an denselben anstößt und, von vorn und oben nach unten und hinten ziehend, in die Lobi inferiores gelangt und dort endigt und folglich den dorsalen Zwischenhirnkern mit dem Lobus verbindet. Andere Querfaserbündel aus dem dorsalen Kern gelangen, wie ich nach Weigert'schen Präparaten in Fig. 77 mit Roth eingezeichnet habe, in den vordersten Theil des Lobus opticus (*opt'*) und von hier dann mit den anderen Fasern in den Opticus, werden also zu Opticusfasern. Bei der Forelle möge dafür der genauere Nachweis geliefert werden. Diesen Kern nenne ich den vorderen Thalamuskern (Nucleus ant. thalami).

Der Nucleus corticalis des Tectum opticum (Figg. 75, 76, 79 *n.cort.*) reicht bis an die Haubenganglien.

In dem ventralen Abschnitt des Zwischenhirns kommt es zu zwei wichtigen Gruppirungen der Ganglienzellen. Vor den Lobi

inferiores und caudal von den beiden Postopticalkommissuren befindet sich jederseits eine Zellanhäufung (Figg. 77, 79; Textfig. 23 *vg'*), welche nach hinten kontinuirlich in die periependymale Ganglienzelllage des jederseitigen Lobus (Fig. 79 *g*) übergeht und dorsalwärts eben so kontinuirlich mit der Ganglienzelllage des dorsalen Zwischen-

Fig. 23.



hirns zusammenhängt. Diese Zellgruppe nenne ich das Vereinigungsgebiet der Lobi inferiores — und zwar darum, weil, wie wir weiter oben mehrmals gesehen haben, hauptsächlich in dieser Zellgruppe der größte Theil der Fasersysteme, die in das Zwischenhirn gelangen, sein Ende findet.

Als ventrales Zwischenhirnganglion bezeichne ich eine

in der Querebene rundovale, lange Zellgruppe jederseits, die gleich hinter den Haubenganglien beginnt (Fig. 77 *vzhk*). Anfangs in dem ventromedianen Abschnitt des Zwischenhirns liegend, zieht sich dieser Kern in gleicher Lagerung caudalwärts (Fig. 45 *vzhk*), und auch in der hinteren Gegend der Commissura posterior auf dem Boden des Infundibularabschnittes zwischen den beiden Lobi inferiores lagernd, bis weit caudalwärts (Textfig. 23 *vzhk*), wo er dann, allmählich sich verjüngend, endet. Anfangs liegt dies Kernpaar fest an einander und es wäre wohl möglich, dass diese Anlagerung so weit gehen kann, um bei manchen Selachiern ein Unpaarsein vorzutäuschen; doch gehen weiter caudalwärts die beiden Kerne wieder etwas aus einander, so, dass eine deutliche zellarme Schicht zwischen ihnen liegt (Fig. 45) und somit die paarige Natur unzweifelhaft ist.

Ich begnüge mich nun mit dieser Wiedergabe der Verhältnisse des Zwischenhirns bei den Selachiern, die ich als eine Einleitung zu der Schilderung derselben bei dem Knochenfische betrachte, und will nun das Zwischenhirn der Forelle erörtern.

Wenn wir einen medianen Sagittalabschnitt vom Gehirn der Forelle (Fig. 41) mit dem gleichen von Scyllium (Fig. 80) vergleichen, so finden wir, dass das dünne Zwischenhirndach (*z*) bei Salmo eine ganz bedeutende Verlängerung erfahren hat, dass somit das Velum transversum (*vt*) weit nach vorn zu liegen kommt. Ich will gleich anführen, dass das dünne Zwischenhirndach bei 22 mm langen Mustelus-Embryonen (Textfig. 1) ganz kurz ist, und das Velum transversum (*vt*) kommt ganz nahe an die Epiphysenmündung zu liegen. So wird es auch von anderen Autoren dargestellt. Bei dem entwickelten Hai ist aber das dünne Zwischenhirndach auch nicht auffallend lang. Nach den Abbildungen von v. Kupffer's (52, Figg. 16—19) ist das dünne Zwischenhirndach bei Acipenserembryonen gleich von Anfang an ansehnlich lang, wird aber mit fortschreitender Entwicklung immer länger, bis es bei dem adulten Thiere eine ganz ansehnliche Länge erreicht, wie dies u. A. auch aus Goronowitsch's Abbildung (34, Fig. 17) deutlich hervorgeht. Bei Protopterus ist nach der Abbildung Burckhardt's (12, Fig. 1), das dünne Zwischenhirndach beiläufig so lang wie bei den Haien. Daraus resultirt aber, dass das dünne Zwischenhirndach, mit den Ganoiden beginnend, sich verlängerte, um dann bei den Knochenfischen die größte Länge zu erreichen. Dieser phyletische Process ist in der Ontogenie der Forelle eben so gut ausgedrückt wie bei Acipenser, denn bei 5 mm langen Embryonen (41, Fig. 1 *II*) ist das dünne Zwischenhirndach in einer

Zeit, wo die kompakten Großhirne schon angelegt sind, noch auffallend kurz; bei 6 mm langen Embryonen aber, bei denen die Anfangs hohle Epiphysenanlage schon massiv geworden ist (Textfig. 2), besitzt das dünne Zwischenhirndach schon eine ansehnliche Länge, doch ist bei sechs Wochen alten Forellen die völlige Länge des dünnen Zwischenhirndaches noch nicht ganz erreicht[1] (wie denn überhaupt die Hirnentwicklung erst später beendet wird). Damit ist denn der Nachweis dafür erbracht, dass bei den Knochenfischen eine ansehnliche Streckung des dünnen Zwischenhirndaches erfolgte. Diese Verlängerung bezieht sich aber nur auf den dorsalen Theil des Zwischenhirns, und der ventrale wird damit gar nicht beeinflusst. Beeinflusst wird dadurch einigermaßen jener Theil des Großhirns, welcher zwischen dem Chiasma (Fig. 41 *opt*) und der Commissura interlobularis (*c.il*) gelegen ist und für gewöhnlich als der paarige Pedunculus cerebri bezeichnet wird.

Hinter der Kommissur der Haubenganglien (*ch*) steigt der hohle Stiel der ansehnlichen Epiphysendrüse (*epd*) etwas bogenförmig nach oben, legt sich dann auf das dünne Zwischenhirndach und endet erst vor dem Velum transversum. Die Drüse reicht bei 6—7 Wochen alten Forellen noch nicht bis zum Velum transversum, sondern hört hinter diesem schon auf. Erst bei Forellen von ansehnlicher Größe trifft man die Epiphysendrüse so mächtig entwickelt, dass sie weit vor dem Velum transversum endet. Stets liegt die Drüse etwas nach rechts.

Die Haubenkommissur (*ch*) ist recht lang und die beiden Haubenganglien liegen somit weiter aus einander wie bei Scyllium, und es kommt folglich nie zu einer ventrocaudalen Verschmelzung derselben, wie bei dem Haie. Da durch die mächtige Entfaltung der Lobi optici und durch die dadurch bedingte starke Vorwölbung derselben nach rostralwärts zu, eine gewisse topographische Beeinflussung der ursprünglichen Lagerung der Haubenganglien erzielt wird, so mögen zuvor des Verständnisses halber die diesbezüglichen Verhältnisse bei einer sechs Wochen alten Forelle besprochen werden.

Das Velum transversum ist so ausgespannt, dass sein ventraler Rand, eine nach rostralwärts zu konkave Begrenzung aufweist, und folglich reichen die beiden lateralen Anheftungsstücke desselben weiter nach caudalwärts wie das mittlere Stück; sie reichen bis in

[1] In diesem Stadium ist die kleine Paraphysenausstülpung vorhanden, rückbildet sich aber von nun an.

die Haubengangliengegend. Daraus ist denn auch ersichtlich, dass das dorsale, von vorn und seitwärts durch das Velum transversum unvollständig abgegrenzte obere Zwischenhirnstück (Figg. 26 *A*. *B*, 41 *o*) je weiter caudalwärts um so unvollständiger vom unteren Theil des Zwischenhirns (*u*) abgegrenzt ist. Die seitlichen Wände des dünnen Zwischenhirndaches sind dort, wo ihnen die beiden Haubenganglien seitwärts aufliegen, mehrschichtig (Fig. 26 *A*, *B*). Die beiden Haubenganglien (*hg*, *hg'*) sind caudalwärts an der Stelle, wo das Tectum opticum bereits ihnen aufliegt (Fig. 78 *l.o*), durchaus bilateral-symmetrisch und der zwischen ihnen liegende vorderste Theil der Commissura posterior (*cp*) breit. Die beiden Ganglien liegen hier dem Zwischenhirn etwas dorsolateral auf. Etwas weiter rostralwärts (Fig. 26 *B*), an der Mündung der Epiphysendrüse (*epd*), sind die beiden Haubenganglien (*gh*, *gh'*) noch durchaus bilateral-symmetrisch, doch reicht das rechte Ganglion (*gh*) an der Stelle der Verbindung durch die Haubenkommissur (Fig. 26 *A*) etwas weiter nach vorn als das linke. Diese geringe Asymmetrie dieser Gegend wird einigermaßen noch dadurch gehoben, dass das dünne Zwischenhirndach sich linkerseits etwas dorsalwärts vorschiebt und dadurch die Haubenkommissur nicht ganz in dieselbe Querebene fällt, sondern, aus dem rechten Ganglion kommend, sich medianwärts über das Zwischenhirndach legt, dann aber wenig nach vorn biegend in das linke Ganglion sich versenkt.

Somit nehmen die Haubenganglien bei sechs Wochen alten Forellen noch eine durchaus ursprüngliche Lage ein und werden von den Lobi optici eben so wenig bedeckt wie bei Scyllium. Diese ursprüngliche Lage in der Längsachse des Gehirns ändern diese Ganglien auch nie und nur durch die mächtige Entfaltung der Lobi optici tritt eine geringe Lageveränderung nach dorsalwärts ein. Bei dem von der sechsten Woche an besonders stark erfolgenden Wachsthum des ganzen Hirns, besonders aber der Lobi optici, werden die Haubenganglien und der unter ihnen liegende Zwischenhirntheil nur wenig berührt, so dass diese Theile im Verhältnis zu den Lobi optici an Größe sehr zurückbleiben. In Folge dieser mächtigen Entfaltung wird das rostrale Ende der Lobi optici, deren Anfangs geringe Aushöhlung (Fig. 78) in Folge des starken Wachsthums und damit verbundenen Verdünnung der Wände immer geräumiger wird, stark nach rostralwärts verschoben, wodurch dann die Haubenganglien (*gh*) von den Lobi überwachsen (Fig. 27) und von denselben ganz überdeckt werden. Es sind dann die mächtigen Wurzeln des

Opticus, welche lateralwärts die Haubenganglien begrenzen und dieselben sammt dem unter diesen liegenden Zwischenhirnstück zwischen sich fassen (Fig. 14). Es erfolgt somit durch die mächtige postembryonale Entfaltung der Lobi optici bei dem Teleostierhirne eine wesentliche topographische Veränderung in der Haubengangliengegend, und der Zusammenpressung durch die Lobi ist es auch zuzuschreiben, dass die Haubenganglien kürzer werden. Sie haben dann eine ovoide Form mit von oben etwas nach unten und hinten gerichteter Längsachse. Die Asymmetrie, die bei sechs Wochen alten Forellen durch die geringe Vorwärtsverschiebung des rostralen Endes vom rechten Haubenganglion erzielt war, ist bei dem adulten Thiere ausgeglichen und die beiden Ganglien liegen nun an ihrer Verwachsungsstelle mit dem übrigen Zwischenhirn diesem fester an, als ehedem.

Nach der Erörterung dieser postembryonalen Umformungen, deren Kenntnis für das nähere Verständnis mir erforderlich erschien, wollen wir die baulichen Verhältnisse der Haubenganglien, so wie ihre zahlreichen Verbindungen mit anderen Hirntheilen besprechen. Was die Struktur der Ganglien betrifft, so zeigt diese ein primäreres Verhalten wie bei Scyllium. Es sind nämlich beiderlei Ganglienzellen, sowohl jene mit, als die ohne langen Fortsatz, ganz gleichmäßig unter einander vertheilt, und so kommt es in Folge dessen zu keiner corticalen Differenzirung wie bei Scyllium, und auch zu keiner asymmetrischen Gestaltung, bedingt durch die Differenzirung des linken Ganglions. Die Ganglienzellen liegen in verschieden dicken Schichten corticalwärts, und dort, wo sie stellenweise eine dicke, acht- bis zwölfzellenbreite Schicht bilden, kommt es zu halbinselförmigen Einragungen der Zellenschicht in den Kerntheil des Ganglions, der aus einem feinen Nervennetz und Neurogliagewebe besteht. Die Ganglienzellen sind kleine Gebilde mit verhältnismäßig großem, rundem und hellem Zellkern, dessen Chromatin sich einseitig an dem einen Pole des Kernes gruppirt, aber kein Kernkörperchen umgiebt (Fig. 49). Viele, doch nicht alle Zellen besitzen auch einen mächtigen Fortsatz. Das Ependym ist durchgehends sehr niedrig und es kommen vielfach abgeplattete Elemente in der Ependymschicht vor. Außerdem befinden sich auch Neurogliazellen in den Ganglien, die sich durch ihren dunkeln, länglichen und kleinen Kern von den größeren Ganglienzellen unterscheiden.

Von den sogenannten Meynert'schen Bündeln oder besser den beiden Funiculis retroflexis hat uns van Gehuchten (64) seine Erfahrungen, erzielt an Golgi'schen Präparaten, mitgetheilt. Die Fa-

sern dieser Bündel sind nach ihm lange Fortsätze von Ganglienzellen der Haubenganglien, die in der wohlbekannten Weise nach caudalwärts ziehen, im chordalen Hirn die Interpedunculargauglien erreichen und dann, sich dort verästelnd, wie MEYNERT für Säugethiere und EDINGER für Selachier so treffend beschrieben haben, nach Art der Finger zweier in einander geschobener Hände sich verflechten und, wie ich hinzufügen möchte, auf diese Weise in das sich dort befindende äußerst zarte Nervennetz, gebildet durch die Ganglienzellfortsätze des Interpedunculargauglions, sich völlig auflösen.

Gleich VAN GEHUCHTEN finde auch ich, dass die Fasern des Funiculus retroflexus (Figg. 41 *A*, 64 *frf*) zum größten Theil wenigstens aus den Ganglienzellen des ovalen, mit seinen lateralen Seiten dem Zwischenhirn angewachsenen Haubenganglion (*gh*) entspringen (Fig. 41 *A*, mit roth), doch erkenne ich auch recht deutlich, dass dem aus dem Haubenganglion kommenden Theil des Funiculus retroflexus (*a*) sich auch noch eine andere Portion anlegt (*b*), welche aus dem hinter dem Haubenganglion gelegenen Zwischenhirntheil (*Zh*) stammt. Es sind dort auch die kleinen Ganglienzellen des sogenannten Höhlengraues, die (mit roth) lange Fortsätze in den Funiculus retroflexus entsenden. Doch nicht das ganze Bündel aus dem posthabenularen Zwischenhirn gelangt in den Funiculus retroflexus, und die caudalen Bündel (*c*) ziehen, wie wir noch weiter unten sehen werden, in das ventrale Zwischenhirngebiet. Es bezieht somit der Funiculus retroflexus nur den größeren Theil seiner Fasern aus dem Haubenganglion derselben Seite, einen geringeren Theil aber aus dem posthabenularen Zwischenhirntheil.

In Ermangelung eigener Erfahrungen lasse ich es unentschieden, ob der Funiculus retroflexus jeder Seite auch Fasern aus dem Ganglion der anderen Seite, welche die Haubenkommissur passiren würden, bezieht. Es scheint aber, dass das Zwischenhirnganglion auch noch eine Beziehung zu einem anderen kleinen Kern des Zwischenhirns eingeht. Ich finde nämlich gleich hinter der Tubercularkreuzung eine längliche Gruppe von ziemlich großen Ganglienzellen dem jederseitigen Funiculus retroflexus lateralwärts fest angelagert (Fig. 20 *frfg*), über deren Verhalten ich leider zu keinem endgültigen Resultat gelangt bin. Es schwärzen sich nämlich diese Zellen und ihre Fortsätze durch das GOLGI'sche Verfahren sehr schlecht, und darum konnte ich nicht entscheiden, wie sich ihre Fortsätze verhalten. Wie ich es einzeichnete (Fig. 41 *A*), streben viele mächtige Fortsätze

dieser Zellen (*g*) entlang des Funiculus retroflexus rostralwärts, und darum wäre es wohl möglich, dass ihre Summe einen Kern vorstellt, welcher diese Gegend des Zwischenhirns mit dem jederseitigen Habenularganglion verbindet.

Dorsalwärts von dem Abgange des Funiculus retroflexus gelangt aus jedem Haubenganglion der Tractus ganglii habenulae ad tectum opticum (Figg. 62, 64 *f.hab*) an seinen Bestimmungsort in das Tectum opticum.

Ventral von dem Abgange des Funiculus retroflexus begiebt sich ein jederseits gleichstarkes, kräftiges Bündelsystem aus dem Haubenganglion etwas ventralwärts und theilt sich dann alsbald in ein hinteres (Fig. 64 *f*) und ein vorderes Bündel (roth). Dieses ganze Fasersystem entspricht der Hauben-Zwischenhirnbahn des Scyllium, doch ist es bei dem Teleostier zu einer ganz ausgesprochenen Differenzirung der beiden Theile des Systems gelangt. Der hintere Theil ist die Hauben-Zwischenhirnbahn im wahren Sinne; sie gelangt in den oberen Theil des Lobus inferior und verästelt sich dort in dem Vereinsganglion. Das rostrale Bündel ist aber jener Theil aus dem System, welcher die Wurzelfasern aus dem Haubenganglion in den Opticus führt, und wir haben uns darum hier ausführlicher damit zu beschäftigen. Es (Fig. 14 *of*) zieht, gleich in der Querebene hinter der Mündung der Epiphysendrüse (*epm*) zwischen der lateralen Seite des subhabenularen Zwischenhirns und der medianen Seite der senkrecht absteigenden Opticuswurzel (*ow*) fest eingekeilt, senkrecht ventralwärts, und an der unteren Ecke des Zwischenhirns, neben dem basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) angelangt, vermengt es sich vollständig mit der hier sich kreuzenden, gleichzeitig absteigenden Wurzel des Opticus (*opt'*). Es ist dieses Bündel die Habenularwurzel des Opticus, der in dieser distinkten Form bei Scyllium, wie wir oben sahen, noch nicht auftritt. Diese Opticuswurzel (Fig. 73 *of*) liegt der subhabenularen Zwischenhirnwand bloß sehr fest an, ohne mit ihr verwachsen zu sein; nur ganz unten, an der Ecke, welche von der ventralen und lateralen Wand des Zwischenhirns gebildet wird, kommt es zu einer scheinbaren Verwachsung, thatsächlich aber tritt dort ein Bündel von Fasern aus dem subhabenularen Zwischenhirn an die habenulare Opticuswurzel (Figg. 14, 73 *ub*). Eine andere Verästelung (Fig. 14 *ob*) erhält letztere aus dem subhabenularen Zwischenhirn gleich ventral von ihrem Abgange aus dem fest den Habenularganglien von unten anliegenden Theil des Zwischenhirns. Golgi'sche Präparate adulter Thiere geben dann

näheren Aufschluss über den Ursprung der Habenularwurzel des Opticus. Es gelangen in dieselbe direkte Fortsätze von Ganglienzellen (Fig. 73, *3*, *4*) des gleichseitigen wie des anderseitigen Ganglions (*10*), welche letztere selbstverständlich die Haubenkommissur (*ch*) zuvor zu durchsetzen haben. Es sind Ganglienzellen aus jeder Stelle der Haubenganglien, die solche Achsencylinderfortsätze in die Habenularwurzel des Opticus entsenden. Doch nicht jeder Fortsatz einer Ganglienzelle, die aus dem einen Ganglion durch die Kommissur hindurch in das anderseitige Ganglion gelangt, braucht zu einer Wurzelfaser zu werden, es giebt im Gegentheil eine große Zahl solcher Fortsätze (*1*), die, nachdem sie in das anderseitige Ganglion gelangt sind, sich in dessen Nervennetz auflösen. Andererseits giebt es auch Ganglienzellen in beiden Ganglien, die alle ihre Fortsätze an Ort und Stelle in dem Nervennetz aufgehen lassen (*2*) oder aber einen ihrer Fortsätze (*5*) durch das schmale Verbindungsstück (*z*) zwischen Habenularganglion und subhabenularem Zwischenhirn in letzteres schicken und in das Nervennetz dortselbst verzweigen lassen. Ähnlich machen es auch manche Zellen aus dem subhabenularen Zwischenhirn (*6*), die dann einen ihrer Fortsätze in das Nervennetz des gleichseitigen Habenularganglions senden. Auf diese Weise kommt die Verbindung zwischen dem gleichseitigen Habenularganglion und dem darunter liegenden Zwischenhirn zu Stande. Wie erwähnt wurde, giebt das subhabenulare Zwischenhirn an jede habenulare Opticuswurzel Verstärkungsbündel ab, ein oberes (Fig. 14 *ob*) und ein unteres (*ub*). Was nun das obere Bündel betrifft, so erkennt man schon an Querschnitten gut gefärbter Tinktionspräparate, dass die kleinen Ganglienzellen des Zwischenhirns unterhalb der Haubenganglien ihre langen Fortsätze zu einem Bündel zusammentreten lassen (Fig. 14), das sich dann nach dem Verlassen des Hirns der habenularen Opticuswurzel völlig anschmiegt. Dies bestätigen auch Golgi'sche Präparate, die deutlich zeigen (Fig. 73, *11*), wie lateralwärtige lange Fortsätze von Ganglienzellen aus dem sogenannten Höhlengrau zu einem Bündel sich vereinigen. Wie wir aber bereits sahen, geben nicht alle Ganglienzellen dieser Stelle eine Wurzelfaser für den Opticus ab, sondern es giebt auch zahlreiche Elemente, deren genannte Fortsätze sich im centralen Nervennetz auflösen, und es giebt außer solchen, die, wie es bereits auch schon erwähnt wurde, eine Verbindung mit dem Haubenganglion herstellen, auch solche (*7*), die ihre gesammten Fortsätze im subhabenularen Zwischenhirn auflösen. Nicht sämmtliche Wurzelfasern

aus dem subhabenularen Zwischenhirn rühren aber von jener Stelle her, an der die habenulare Opticuswurzel abgeht, sondern es kommen auch aus den lateralen Wänden des prohabenularen Zwischenhirns solche, einige Strecken längsverlaufende Wurzelfasern an die Abgangsstelle der Wurzel und biegen dann in diese ein. Diese Längsfasern liegen in jenem zarten Längsfasersystem, das unterhalb des Verbindungsstückes zwischen Haubenganglion und subhabenularem Zwischenhirn gelegen (*α*) ist. Auch kommen solche Wurzelfasern von caudalwärtigen Theilen des subhabenularen Zwischenhirns als Längsfasern an diese Stelle.

Das ventrale Verstärkungsbündel (Figg. 14, 73 *ub*) aus dem subhabenularen Zwischenhirn führt Fortsätze von Ganglienzellen (Fig. 73, *S*) aus der ventralen Zwischenhirnwand als Wurzelfasern dem Opticus zu. Eine Verbindung zwischen diesem ventralen Abschnitt und den dorsalen Theilen kommt unter Anderem, wie ich zweimal gesehen habe, dadurch zu Stande, dass Wurzelfasern, die aus den dorsalen Theilen kommen, collaterale Netzäste durch die untere Verstärkungswurzel in den ventralen Theil des Zwischenhirns einbiegen lassen (*9*).

Schon nach der topographischen Lage ist es völlig ausgeschlossen, dass die Fasern aus der habenularen Opticuswurzel anders wohin gerathen könnten, wie in den Opticus, es müsste denn sein, dass sie caudalwärts bögen und dann weiter hinten wieder in das Hirn gelangten, um dann etwa in den Postopticalkommissuren einzubiegen. Abgesehen nun davon, dass es sehr paradox klingt, eine Faser aus dem Hirne heraus gelangen und wieder in dasselbe einbiegen zu lassen, kann man direkt beobachten, dass diese Wurzelfasern sich den Opticuswurzelfasern beimengen und nicht zu caudalwärts längsverlaufenden Bündeln werden, denn solche fehlen an der betreffenden Stelle.

Der Opticus bezieht aus dem Zwischenhirne der posthabenularen Zwischenhirngegend noch zahlreiche Wurzelfasern und darum möge, anknüpfend an das bereits Mitgetheilte, jener Zwischenhirntheil hier besprochen werden. Da dieser dorsolaterale Theil des Zwischenhirns Opticusfasern zum Ursprung dient, so möge er der Thalamustheil genannt werden. Er erstreckt sich längs des ganzen Zwischenhirns und ich habe seine Ausdehnung in der Länge auf Fig. 41 mit einer unterbrochenen schwarzen Linie (*y*) angegeben. Caudalwärts reicht er nicht bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns und fehlt darum vor der Tuberculärkreuzung (Fig. 21). Sein hinteres Ende lässt sich

auf horizontalen Längsschnitten feststellen. Hinter der Interlobularkommissur und in gleicher horizontaler Höhe mit deren ventromedialen Theil ist die Hirnhöhle (Fig. 29) spaltförmig, buchtet sich aber an dem hinteren Ende des Zwischenhirns zu einer rhombischen Erweiterung aus (*j*). In einer etwas dorsalwärtigen Horizontalebene erweitert sich hinter der Commissura posterior der Spalt abermals rhombisch (Fig. 28 *j'*) und die caudale Erweiterung erhält eine viereckige Gestalt (Fig. 28 *j*). Wenn wir nun die beiden hinteren Winkel der hinteren Erweiterung unter einander uns verbunden denken, so erhalten wir die hintere Begrenzung des Thalamustheiles. Rostralwärts geht letzterer ganz kontinuirlich und ganz ohne jede Begrenzung in jenen Theil des Vorhirns über, der für gewöhnlich als der Pedunculus cerebri bezeichnet wird, und liegt hier (Fig. 18 *tht*) unter dem Striatum (*st*) des Vorderhirns, auch hier noch Wurzelbündel (*ob*, *ub*) in den lateralwärts anliegenden vordersten Theil des Opticus (*opt*) abgebend. Allmählich hört er dann hinter der Interlobularkommissur auf (Fig. 16). Somit hört der Thalamustheil rostralwärts mit der Grenze des Zwischenhirns nicht auf, sondern setzt sich als Thalamustheil des Großhirns bis hinter die Commissura interlobularis fort. Dieses Verhalten ist aus den Figg. 28 und 29 ohne weitere Erklärung ersichtlich. Ventralwärts ist die Grenze des Thalamustheiles durch die Postopticalkommissur gegeben (Fig. 28), von wo an ventralwärts (Fig. 41 *c.po*) der Infundibulartheil (*J*) des Zwischenhirns beginnt. Die ventrale Begrenzung des Thalamustheiles im Zwischenhirn ist somit keine vertikale Querebene, sondern die Querebene ist von dorsal- und caudalwärts nach ventral- und rostralwärts orientirt. Vor den Postopticalkommissuren ist der Thalamustheil am umfangreichsten, doch lateralwärts nur schlecht begrenzt (Fig. 26), erhält aber schon vor der Commissura posterior dadurch, dass sich seinen lateralen Theilen die jederseitige absteigende Opticuswurzel (Fig. 26 *ow*) anlegt, eine scharfe Umrandung. Unter den Haubenganglien wird sein Umfang noch geringer (Fig. 14) und verliert davon in der posthabenularen Gegend noch (Fig. 15), bis er dann, in das Vorderhirn hinter der Commissura interlobularis sich verjüngend, ganz aufhört (Fig. 16)[1].

Was die Histologie und Topographie des Thalamustheiles be-

[1] Fig. 18 stellt einen Querschnitt zwischen Fig. 15 und 16 dar, ist jedoch viermal größer gehalten als diese.

trifft, so besitzt er eine nicht ganz dem Ependym anliegende Zelllage, die besonders in der vordersten Gegend vielfach einschichtig (doch nicht ganz wörtlich), weiter caudalwärts aber mehrschichtig ist (Figg. 28, 29). An Stellen, wo querziehende Wurzelbündel für den Opticus sich konstruiren, ist die Zelllage stets am mächtigsten (s. die Abbildungen). Wie wir ferner schon aus der Histologie der Subhabenulargegend her wissen, gehen die kurzen Fortsätze aller Ganglienzellen des Thalamustheiles in das lateral von der Zellschicht oder auch zwischen dieser und dem Ependym gelegenen Nervennetz auf, und es giebt auch Ganglienzellen hier, die ausschließlich nur solche Netzfortsätze besitzen. Es kommt also lateralwärts in dem Thalamustheil zu einer breiten Lage, die aus Nervennetz und Neurogliagewebe besteht, in der jedoch auch die Längsbündel des Vorderhirns lagern. Es wird aber außerdem ein inniger Zusammenhang zwischen dem ganzen Thalamustheil auch noch dadurch erzielt, dass aus dem Thalamustheil des Großhirns manche Zellen einen langen Fortsatz entsenden, der, mit dem Fasersystem der Großhirnbündel caudalwärts ziehend, im hintersten Thalamustheil des Zwischenhirns in dessen Nervennetz sich verästelt (Fig. 29 links und Schema Fig. 57, *12*).

In dem Thalamustheil ziehen die Vorderhirnbündel caudalwärts. Man kann, worauf wir ja noch ausführlichst zu sprechen kommen, ein ventrales und ein dorsalwärtiges Längssystem unterscheiden. Das ventrale System, welches das basale Vorderhirnbündel ist, lässt eine dorsale etwas kompaktere (Fig. 73 *bvhb'*) und eine aus einzelnen kleineren Bündeln gebildete ventrale Portion (*bvhb*) erkennen. Dorsalwärts ist besonders ein medianes Bündel (β) zu nennen. Am hintersten Ende des Thalamustheiles ist das ganze Längssystem einheitlich (Figg. 22—25 *bvhb*).

Es erübrigt uns, hier nun die Wurzelbündel aus dem Thalamustheil für den Opticus zu besprechen. Es giebt ganz so, wie in der Haubengegend, dorsale und ventrale Opticusbündel; erstere gehen, wie wir es schon wissen, aus dem dorsalsten, letztere aus dem ventralsten Theil jederseits und somit paarweise ab. Das allererste Wurzelbündelpaar ist ein ventrales und befindet sich an dem rostralsten Ende des Thalamustheiles im Vorderhirne (Fig. 16 *ub*), die anderen beiden über einander lagernden Paare liegen weiter caudalwärts am hinteren Ende des Striatums (Fig. 18). Das obere Wurzelpaar tritt an der Grenze zwischen Striatum und Thalamustheil (*ob*), das ventrale (*ub*) wie gewöhnlich an dem ventralen Theil jedes Thalamus-

theiles ab. Diese drei Paar Wurzelbündel für den Opticus würden also noch in das Vorderhirngebiet fallen. Die ersten Wurzeln in dem Zwischenhirngebiet sind die beiden über einander liegenden Wurzelpaare unterhalb der Haubenganglien, die, wie schon weiter oben ausführlichst erörtert wurde, mit der Haubenwurzel des Opticus in diesen gelangen. Das nächstfolgende Wurzelpaar ist ein ventrales und gelangt in der Gegend der Postopticalkommissuren in den Opticus (Figg. 25, 26 *ub*). Dann giebt es noch an dem caudalsten Ende ein recht mächtiges ventrales Wurzelpaar (Fig. 22, 23 *ub'*) für den Opticus. Schon in der Gegend der Postopticalkommissur, wo ja überall die dorsalen Wurzelbündel als solche fehlen, ziehen aus den dorsalen Wurzeln entsprechenden Stellen Wurzelbündel aus dem Thalamustheil lateralwärts (Figg. 25, 26 *noa'*) und gelangen in das Tectum opticum. Solchen Bündeln entsprechen etwas eingeschobene Ganglienzellgruppen aus der Thalamusganglienzellschicht (Fig. 26 *noa*), die aber sonst nichts Besonderes sind. Ein zweites solches Querfaserbündelpaar (Figg. 22, 23 *noa*) zieht im ventralen Ende des Thalamustheiles in den Lobus, und diesen Bündeln entsprechen jederseits mächtige Ganglienzelllagen, kleine aus der Ganglienzellschicht des Thalamustheiles vorgeschobene Zellnester (Fig. 28, 29 *nop*).

An Golgi'schen Präparaten, die aus dem hinteren Theil des Thalamustheiles (zum Theil von Embryonen) stammen, ließ sich nun bezüglich des Thalamustheiles Folgendes feststellen. Es ziehen Achsencylinderfortsätze mancher Ganglienzellen des Thalamustheiles (Fig. 72 *tht*) lateralwärts in den Opticus (*6*, *7*) und vermengen sich mit dessen Fasern. Diese feinen Achsencylinder erfahren die bekannte postmortale variköse Veränderung. Es gelangen aber auch aus dem dorsalen Theil solche Achsencylinder nach ventralwärts (16'). Von diesen nervösen Wurzelfasern sind gut zu unterscheiden lange, »bereifte« Fortsätze der Ependymzellen (*18*, *19*), die, in den hintersten Gegenden des Thalamustheiles die absteigende Opticuswurzel und den von caudal nach ventral ziehenden lateralen Wurzelabschnitt (*opt'*) des Opticus durchsetzend, an die Neurogliahülle inseriren.

Es gelangen aber von den Ganglienzellen des Thalamustheiles auch sehr lange Netzfortsätze (*8*) einzeln in das Corpus geniculatum Aut. (*n.opt.lat*) oder in den lateralen Opticuskern (Nucl. optici lateralis), wie ich diesen Kern des besseren Verständnisses halber nenne, und verästeln sich zwischen dessen Ganglienzellen in dem Nervennetz. Hierdurch wird eine direkte Verbindung zwischen diesen

beiden Kernen, dem Thalamustheil und dem lateralen Opticuskern, hergestellt. Auch in jene Querfaserbündel, die aus dem Thalamustheil in den Lobus opticus gelangen, sehe ich lange Fortsätze von Ganglienzellen des Thalamustheiles (*9*) sich begeben, doch konnte ich wegen ungenügender Schwärzung nie feststellen, wie jene Fasern dort enden, und begnüge mich darum mit der Thatsache, dass zwischen Thalamustheil und Lobus opticus gleichfalls eine direkte Verbindung besteht.

Schon früher, bei Besprechung der Commissura posterior, habe ich erwähnt, dass in diese Kommissur auch aus dem Zwischenhirn Kreuzungsfasern gelangen, und habe diese Fasern auf Fig. 65 mit Roth eingetragen. Sie rühren zum Theil aus dem Thalamustheil her. Einige Male habe ich Ganglienzellfortsätze aus dem Thalamustheil (*10*) durch die Kommissur hindurch auf die anderseitige Hälfte gelangen sehen, die sich dann dort im Nervennetz des Thalamustheiles auflösten und durch welche eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Thalamushälften erzielt wurde. Ob eventuell auch Achsencylinder auf diese Weise zu Kreuzungsfasern werden, vermag ich nicht anzugeben.

Der Thalamustheil ist somit ein solches Ursprungsgebiet des Opticus, der, aus den dorsolateralen Wänden des Vorhirns sich differenzirend, sich außer auf das Zwischenhirn auch auf das Vorder- oder Großhirn erstreckt, und bildet ein ursprünglicheres Stadium wie das vordere Thalamusganglion der Selachier.

Bevor wir uns mit der Erörterung des Infundibulartheiles vom Zwischenhirn einlassen, erübrigt es uns noch, das dorsale Zwischenhirn, welches hinter dem Thalamustheil und vor dem Sulcus interencephalicus liegt, zu besprechen.

Der senkrechte Querschnitt durch die Tubercularkreuzung (Fig. 20) zeigt ein völlig anderes Bild in dem dorsalen Theil des Zwischenhirns, wie die caudaleren Querschnitte, welche das vordere Ende des metameren Hirns getroffen haben; besonders wird durch das Fehlen der Hinterstränge das Bild sehr verändert. Lateralwärts liegt jederseits der im Querschnitt runde, vordere dorsale Bindearm (*y*) unter dem vordersten platten Ende des Torus semicircularis (*p*). In der nächsten Nähe der Tubercularkreuzung (*L*) findet man noch einzelne große motorische Ganglienzellen; medianwärts liegt der Funiculus retroflexus mit den ihm in dieser Gegend anliegenden großen Ganglienzellen (*frfg*), und in der Mitte des ganzen Feldes jederseits

das rostrale Ende des gemischten Längsfasersystems (*M'*). Zwischen den Faserbündeln dieses Systems liegen die bereits uns bekannten Ganglienzellen, welche durch die Vermittelung einer Gruppe von größeren Ganglienzellen (*vg*), dem Vereinsganglion, mit der lateralen Ganglienzelllage des Lobus inferior (*l.infer*) zusammenhängen. Zwischen der Pars infundibularis (*J*) und dem dorsalen Zwischenhirn liegt jederseits der Nucleus rotundus Fritsch's (*n.rot*), und es wird die Lichtung der Pars infundibularis von jener des dorsalen Zwischenhirns unterhalb der Nuclei rotundi durch eine Brücke geschieden, welche durch das Tuberculum impar inferius (Fig. 41 *w'*) der hinteren Zwischenhirnwand gebildet wird. Wenige Querschnitte vor der Gegend der Tubercularkreuzung (Fig. 21) ist die durch das Tuberculum impar inferius gebildete Brücke (*w'*) noch höher, und oberhalb seiner ventralen Seite befindet sich oberhalb vom Ependym die Commissura infundibularis (Figg. 21, 41 *c.in*). Die beiderseitigen Nuclei rotundi (*n.rot*) liegen hier bereits weit aus einander. In dem allerdorsalsten Theil des Zwischenhirns ist lateralwärts von dem Torus semicircularis nur noch dessen vorderstes Ende (*p'*) vorhanden, und medianwärts von ihm treten schon einzelne größere Ganglienzellen, zu kleineren Gruppen vereint, auf, die etwas weiter rostralwärts zwischen dem dorsalen vorderen Bindearm und der Commissura postoptica sich befinden (Figg. 22, 23 β). Die beiden Funiculi retroflexi (*frf*) liegen weiter dorsalwärts als ehedem. Sonst aber hat sich die Physiognomie des Bildes im Wesentlichen nicht verändert.

In der hintersten Gegend der Commissura posterior ist die Kommunikation zwischen der Höhlung des dorsalen Zwischenhirns mit der des Infundibulartheiles (*J*) hergestellt. Jener oben erwähnte großzellige Kern, lateral von der Commissura posterior und median von dem ventralen Ende des vorderen dorsalen Bindearms (Figg. 22, 23 β), dient, wie es bereits weiter oben erwähnt wurde, zum Theil zum Ursprung der dorsalen Zwischenhirn-Lobusbahn (Fig. 28 α; Fig. 62 mit Roth). In der vorderen Gegend der Commissura posterior fehlt bereits dieser Kern. Es schließt sich ihm in der hinteren Gegend der Commissura posterior ventralwärts eine andere Zellgruppe (Figg. 22, 27 γ) an, und beide Zellgruppen vermengen sich oft derartig, dass dann eine Scheidung unmöglich wird. Es finden sich hier in der ventralwärtigen Zellgruppe oft sehr große Ganglienzellen vor (Fig. 22 γ'), doch besteht weiter rostralwärts die ventrale Gruppe (Fig. 23 γ) nur aus kleinen, fest an einander gelagerten Zellen. Dass die Zellen der ventralen Zellgruppe vielfach Fortsätze

in die Commissura posterior entsenden, habe ich beobachtet, doch nie festzustellen vermocht, was weiter mit diesen Fortsätzen auf der anderseitigen Hirnhälfte geschieht. Da nun auch aus dem caudalsten Ende des Thalamustheiles, wie wir wissen, Ganglienzellfortsätze in die Commissura posterior gelangen, da außerdem die dorsalsten Zellen des Thalamustheiles mit den Zellen der ventralen Zellgruppe sich öfters vermengen (Fig. 22 links), so ist es wohl zulässig anzunehmen, dass diese ganze Zellgruppe, also die ventrale sowohl wie die dorsale ($\gamma + \beta$), aus dem caudalsten Ende des Thalamustheiles sich herausdifferenzirt hat, und darum möchte ich ihr den Namen hinterer Thalamuskern geben. Lateralwärts reicht dieser Kern bis an das vorderste Ende (Fig. 22 *nc*) des Nucleus corticalis, also bis zu jener Stelle desselben, an der aus ihr die Fasern der Tubercularkreuzung und der beiden ungekreuzten Bündel (Figg. 28, 29) entspringen. Ich vermag es nicht anzugeben, ob der hintere Thalamuskern identisch mit dem vorderen Trigeminuskern der Autoren (Fritsch, Mayser etc.) sei, doch wäre dies leicht möglich; sicher ist es, dass von dem Zwischenhirn aus der Trigeminus keine Wurzelfasern bezieht.

Der hintere Thalamuskern dient noch zwei Bündelsystemen zum Ursprung, die ihn zum größten Theil mit dem Infundibulartheil des Zwischenhirns in Verbindung setzen. Das mächtigere System ist die mediale dorsoventrale Zwischenhirnbahn oder der Tractus thalamo-mammillaris Edinger's. Dieses diffuse Bündel (Figg. 22, 62, 63 *dv.zhb*) zieht in der hinteren Gegend der Commissura posterior ventralwärts und gelangt median von der caudalen Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis (Fig. 23 *bnom*) in den Infundibulartheil, verästelt sich dann hier pinselförmig in dem vorderen Ende des Vereinsgangliongebietes (*vg'*), der hinterste Theil seiner Bündel gelangt aber noch weiter caudalwärts, durchsetzt dann in der Gegend der Tubercularkreuzung (Fig. 20 *dv.zhb*) die ventromediale, ganglienzellose Wand des Lobus inferior (*l.infer*) und gelangt ventrolateral in die Ganglienzellschicht des Lobus, um hier zu enden. Es wäre möglich, dass jene Kreuzungsfasern aus dem hinteren Thalamuskern nur zum Theil Netzverbindungen zwischen den beiderseitigen Kernen sind, zum Theil Kreuzungsfasern für die mediale dorsoventrale Zwischenhirnbahn bilden; ich weiß darüber nichts Positives.

Die laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn ist caudalwärtiger als die mediale und zieht auswärts und hinter der caudalen Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis ventrocaudal (Fig. 61

dvb), theilt sich dann in der Höhe der Commissura ansulata in zwei Bündel. Von diesen zieht das hintere, wie bereits erwähnt wurde, in das chordale Hirn, findet aber dort bald hinter der Commissura ansulata im gemischten Längsfasersystem sein Ende durch Verästelung seiner Fasern. Das vordere Bündel biegt rostralwärts. Von ihm gelangen Fasern in das Gebiet des Vereinsganglions (*vg*) und lösen sich dort auf, das Gros des Bündels zieht aber zur Commissura postoptica inferior (*c.po*) und soll weiter unten noch genauer erörtert werden. Es ist somit die laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn ein recht komplicirtes Associationssystem des dorsalen Zwischenhirns.

Indem ich nun hier das dorsale Zwischenhirn verlasse, will ich, bevor ich den mittleren Theil desselben erörtere, zuvor das ventrale Zwischenhirn besprechen. Dieses besteht bei den Fischen bekanntlich aus dem Pars infundibularis und den beiderseitigen Lobi inferiores. Ein horizontaler Längsschnitt über die ventrale Hälfte des ventralen Zwischenhirns zeigt (Fig. 38) in der Mitte die Pars infundibularis (*J*), die caudalwärts in der gleichfalls unpaaren unteren Hirndrüse, dem Saccus vasculosus (*sv*), sich fortsetzt, und der jederseits ein hier hohler Lobus inferior (*l.infer*) sich anlagert. Sowohl Infundibulartheil als die Lobi inferiores sind bei den Teleostiern komplicirter gebaut wie bei den Selachiern. Besonders haben die Lobi inferiores eine weitgehende Differenzirung erfahren. Ventrocaudalwärts gerichtet, sind die Lobi in ihrem caudalen Theil hohl (Figg. 12, 13, 38 *l.infer*) und besitzen eine ventromediale dünnere, ganglienzellenlose und eine dorsolaterale, ganglienzellenreiche dicke Wand. Es umgreift die dicke Ganglienzellschicht (*gz*) den Lobus dorsolateral schalenförmig, zwischen sich und der dicken Ependymlage eine ganglienzellenlose Schicht freilassend, die eben so wie die ventromediale Wand aus einem feinen Nervennetze und zellenarmen Neurogliagewebe, an dessen Aufbau die langen Fortsätze der Ependymzellen sich betheiligen, gebildet wird. Es umgreift somit die ganglienzellenlose Schicht die ganze durch das Ependym begrenzte Höhlung vollständig. Fest um das Ependym herum befindet sich noch eine mehrschichtige kleinzellige Lage, die aber neuroglialer Natur ist. Rostralwärts zu nimmt die Ganglienzellschicht und mit ihr die ganze dorsolaterale Wand um so mehr an Dicke zu (Fig. 19), je enger die Höhlung des Lobus wird. In der Gegend der Tuberculark ommissur ist dann der Lobus dorsalwärts mit dem dorsalen Zwischenhirn und medianwärts mit der Pars infundibularis verwachsen (Fig. 20). Hier berührt und vermengt sich die Ganglien-

zellschicht des Lobus mit einer vertikal gestellten, aus dem dorsalen Zwischenhirn herabziehenden und mit den Ganglienzellen zwischen dem gemischten Längsfasersystem zusammenhängenden, großzelligen Ganglienzelllage (Figg. 20, 21, 35—37 *vg*), die ich das Vereinsganglion nenne. Etwas weiter caudalwärts vor und in der Gegend der Commissura ansulata (Fig. 19) treten, wie wir wissen, von dorsalwärts kommend, Fasersysteme in die Ganglienzellschicht der Lobi ein, die sich entweder sofort zwischen den Zellen auflösen oder, caudalwärts ziehend (Figg. 11—13), den Lobus bis zu seinem caudalsten Ende von oben umgreifen. Nur in der Gegend der Tuberculkreuzung (Fig. 20) zieht, wie schon erwähnt, ein Faserbündel, das hintere Ende der medianen dorsoventralen Zwischenhirnbahn (*vd.zhb*) durch die ganglienzellenlose, ventromediane Wand des Lobus, doch gelangt es nachher ventralwärts in die Ganglienzellschicht und endet dort.

Es verästeln sich somit alle in das ventrale Zwischenhirn gelangenden Fasersysteme entweder in dem Vereinsganglion, das wohl das rostralste Ende der Ganglienzellschicht des Lobus inferior ist, oder in dieser.

Bekanntlich stehen die Höhlungen der beiden Lobi inferiores medianwärts mit jener der Pars infundibularis in Kommunikation. Diese befindet sich in der Horizontalen in gleicher Höhe mit der Commissura infundibularis (Fig. 41 *c.in*) und wird durch einen engen Gang (Figg. 36—38 *a*) hergestellt, der von hinten durch den lateralen Theil des Tuberculum impar (*w'*), rostralwärts von der vorderen Wand (*iv*) der Pars infundibularis begrenzt wird.

Der ursprüngliche Lobus inferior hört, vor der Kommunikation der Höhlen kompakt werdend (Fig. 21 *l.infer*) und sich allmählich verkleinernd (Fig. 22), endlich in Form einer lateralen Wulst (Fig. 23 *l.infer*) in der mittleren Gegend der Commissura posterior auf; er fehlt somit in der rostralen Gegend dieser Querfaserung. Es befindet sich aber oberhalb des Lobus noch ein kompaktes und wulstförmiges Ganglion, das, der lateralen Zwischenhirnwand zwischen Lobus opticus und Lobus inferior angewachsen und (Figg. 19, 34, 35 *g*), getrennt von diesem durch den einige Zeit an der lateralen Zwischenhirnwand längsverlaufenden Nervus oculomotorius (Fig. 20 *N.III*), in der hintersten Gegend der Commissura posterior abgerundet endet (Figg. 21, 22 *g*). In Ermangelung eines bisherigen Namens möge es Lobus lateralis heißen und ich betrachte es als differenzirten dorsalen Theil vom Lobus inferior.

Es möge nun hier der Topographie jener Gegend gedacht wer-

den, welche ober- und unterhalb der Transversalebene durch den Nucleus rotundus liegt.

Der oberste Schnitt dieser Art (Fig. 33) ist so geführt, dass die Nuclei rotundi ihrer ganzen Länge nach getroffen sind. Diese Kerne wurden zuerst von Fritsch ausführlich beschrieben (24, pag. 58), und ihre Benennung rührt daher, dass sie bei vielen Teleostiern, so bei Belone und Rhombus unter den Anacanthini, Serranus, Trigla und Lophius unter den Acanthopteri, eine runde Gestalt haben, welche freilich, wie spätere Forscher berichteten, nicht bei allen Teleostiern dem Nucleus rotundus eigen ist. Fritsch sah diese Ganglien unter einander durch eine fast horizontal gestellte bogenförmige Kommissur verbunden, deren Biegung zwar hinter dem Chiasma liegt, doch ausschließlich die beiden Nuclei rotundi unter einander verbindet und mit dem Opticus direkt in keine Beziehung treten soll. Diese Kommissur nannte Fritsch Commissura horizontalis. Mayser (61, pag. 330 u. f.) hat Fritsch's Angaben bezüglich der Commissura horizontalis berichtigt, da er fand, dass diese Kommissur die Nuclei rotundi zum Theil bloß durchsetzt und nur ein Theil in den Ganglien zurückbleibt; auch meint Mayser, dass diese Kommissur keinen horizontalen Verlauf besitze, sondern ihre Gestalt mit dem Schlüsselbein einer Gans verglichen werden könnte. In der letzten Ausgabe seiner Vorlesungen hat auch Edinger neue Angaben über den Nucleus rotundus gemacht, welchen Kern er in distinkter Form auch bei den Sauropsiden gefunden zu haben glaubt. Nach ihm »splittern die Züge des Tractus strio-thalamicus im Nucleus rotundus zu feinen Pinseln auf«, was durch eine Abbildung von Anguis demonstrirt wird, »und aus ihm entspringt ein Bündel, das, rückwärts ziehend, im Mittelhirndache endet, der Tractus thalamo-tectalis« (19, pag. 125). Dieses wird durch ein Schema bei der Taube erläutert. Ich muss indessen jetzt schon bemerken, dass ich daran zweifle, ob jener Kern, den Edinger von Anguis und Alligator als Nucleus rotundus bezeichnet, auch wirklich dem Nucleus rotundus der Teleostier homolog sei, denn bei der sehr hohen dorsalen Lage des fraglichen Kernes der Reptilien scheint mir dies unwahrscheinlich und bin der Meinung, dass dieser Kern der Saurier eher eine Differenzirung des Thalamustheiles sei, der möglicherweise dem vorderen Thalamuskern der Selachier gleich zu stellen wäre, aber kein Homologon des Nucleus rotundus piscium. Dies scheint mir schon daraus hervorzugehen, dass nach Edinger aus dem vermeintlichen Nucleus rotundus der Sauropsiden ein Tractus thalamo-tectalis sich sammeln

soll, was bei den Fischen aber gewiss nicht der Fall ist, und jener Tractus, wie wir sahen, aus dem Thalamustheil in das Tectum opticum gelangt.

Um aber wieder auf unseren Horizontalschnitt (Fig. 33) zurückzukommen, so sehen wir darauf, dass der Nucleus rotundus (*n.rot*, links) der Forelle ein vorn breiter, caudalwärts schmälerer dunkler (durch Karmintinktion sich intensiv färbender), langer Kern ist. Sein breiter vorderer Theil erreicht dorsalwärts, etwas hinter der Gegend der Commissura postoptica, die laterale Hirnwand und springt dort sogar nach außen etwas höckerförmig vor (Fig. 34 *n.rot*), welcher Höcker ventralwärts durch einen senkrechten Spalt getheilt ist (Fig. 35 *n.rot*). Caudalwärts konvergiren die beiderseitigen Kerne mit einander, und in der hinteren Wand des Tuberculum impar inferius (Figg. 33—35, 41 *w'*) berühren sie sich sogar (*n'.rot*). Die beiden Enden (vorderes und hinteres) der Kerne reichen ventralwärts etwas tiefer wie das Mittelstück, woher es denn auch kommt, dass tiefer gelegene Horizontalschnitte (Figg. 35—37) nur die beiden Enden der Kerne aufweisen.

Querschnitte zeigen, dass auch der Quere nach der Nucleus rotundus nur vorn, in der mittleren Gegend der Commissura posterior (Fig. 23 *n.rot*), eine runde Form besitzt, sonst aber in der Form sehr variirt (Figg. 20—22 *n.rot*) und in der hinteren Gegend der Commissura posterior es sogar zu einer kleinen Abtrennung (Fig. 22 *n.rot'*) kommt. Es ist aus all dem klar, dass die runde Form dieses Kernes, wie sie bei zahlreichen Knochenfischen zu finden ist, durch große Koncentration erzielt wurde und dass die Form, wie sie Salmo aufweist, die ursprüngliche ist, wofür übrigens auch die bekannten Verhältnisse bei Acipenser sprechen.

Die topographische Lage der Kerne ist genau zwischen dem ventralen und dorsalen Theil des Zwischenhirns (Figg. 20—23), wie ich dies auch auf Fig. 61 durch einen rothen oblongen Kreis gekennzeichnet habe, und bildet somit genau die Grenze zwischen den beiden Theilen.

Die Commissura horizontalis Fritsch's ist in jener Form, in der sie derselbe gefunden hat, auch auf die Koncentrationsverhältnisse jener von ihm untersuchten Knochenfische zurückzuführen, und auch Mayser, der allerdings, wie wir sahen, bezüglich des Verhaltens dieser Kommissur einen Schritt weiter kam wie sein Vorgänger, wäre in das Wesen dieser Querfaserung besser eingedrungen, hätte er ursprünglichere Formen der Teleostier untersucht statt der Cyprinoiden.

Wie es horizontale Längsschnitte lehren, besteht Fritsch's Commissura horizontalis, die der Commissura postoptica der Selachier homolog ist und auch ihrer Lage nach (Fig. 41 *c.po*) dieser völlig entspricht, eigentlich aus zwei Abschnitten, welche wieder einer Commissura postoptica superior und inferior der Selachier zwar durchaus homolog sind, doch durch Lageveränderungen nicht mehr über einander liegen, sondern eine große Aneinandernäherung erfuhren. Es ist leicht erkenntlich, dass eine vordere Hälfte des Kommissurensystems von einer hinteren deutlich geschieden ist. Die rostralwärtige Hälfte (Fig. 34 *c.n.rot*) sammelt sich durch Vereinigung vieler horizontaler Bündel aus dem vorderen Ende des jederseitigen Nucleus rotundus und ist der Commissura postoptica superior von Scyllium homolog. Sie verbindet die beiden Nuclei rotundi unter einander und möge darum die Kommissur der runden Kerne genannt werden. Der caudale Theil der Commissura postoptica ist der Commissura postoptica inferior der älteren Haie gleichzustellen und möge darum diesen Namen behalten. Er zieht (*cvg*), sich sofort nach der Kreuzung in ein größeres und viele kleinere laterale und ein mediales ansehnlicheres Bündel aufsplitternd, ventrolateral und durchsetzt, mit Ausnahme seines medianen Bündels, schräg, doch in einer ventrocaudalen Richtung, den Nucleus rotundus; dies bloß, um ihn zu traversiren, ohne ihm Fasern zuzuführen. Er splittert sich nachher in dem lateral vom Nucleus rotundus gelegenen Vereinsganglion (*vg*) auf, beziehungsweise gelangen von ihm Fasern auch tiefer ventrolateralwärts in die Ganglienschicht des Lobus inferior. Von dieser Art Fasern zieht von der Kommissur an jenes erwähnte, vom Nucleus rotundus Anfangs medianwärts gelegene (Fig. 34 α) Bündel caudalwärts. Dieser Anfangs nach der Kreuzung schmale Strang (Figg. 25, 26 *cvg*) wird in der mittleren und caudalen Gegend der Commissura postoptica immer ansehnlicher (Figg. 24, 23 *cvg* + *bnom*), was daher rührt, dass ihm (Fig. 61 *cvg*) ein Theil der ventralsten Hälfte der caudalen Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis (*bnom*) sich anschließt und mit ihm bis zur Unkenntlichkeit verschmilzt. Dieses gemischte Bündelsystem zeigt in so fern eine Asymmetrie, als (Figg. 24, 23) auf der rechten Hirnhälfte nur ein Bündel, auf der linken aber zwei bis drei über einander liegende schwächere Längsstränge sich vorfinden. Es zersplittert sich dann ganz allmählich und gelangt so, ohne den Nucleus rotundus zu tangiren, ventral von ihm gelegen an seinen Bestimmungsort, nämlich in das Vereinsgebiet.

Beide Theile der Commissura postoptica vereinigen sich, nachdem sie zuvor dorsalwärts dem Chiasma zum Theil sehr fest anlagerten, allmählich zu einem einheitlichen Bündel (Figg. 25, 35 *c.po*), das aber dorsal noch deutlich die Trennung zeigt (Fig. 34).

Der jederseitige Nucleus rotundus wird von vielen kleinen multipolaren, unregelmäßig gruppirten Ganglienzellen gebildet, deren mehr oder weniger kurze Netzfortsätze innerhalb des Kernes sich in einem allerfeinsten Nervennetz auflösen. Dieses Netz wird durch ein gröberes Neuroglianetz mit eingestreuten Kernen durchwoben und beide Netze stehen selbstverständlich mit der Nachbarschaft in Kontinuität. Der großen Dichte des Nervennetzes ist es aber zuzuschreiben, dass der Nucleus rotundus durch Karmintinktion eine so tiefe Röthung erfährt. Die Commissura nuclei rotundi (Fig. 34 *c.n* roth) kommt auf die Weise zu Stande, dass viele Zellen aus jeder Gegend des Ganglions — besonders aber aus dem vorderen verdickten Ende — lange Fortsätze durch die Commissura hindurch in das anderseitige Ganglion entsenden (Fig. 57, *1*, *2*) und die, dort angelangt, sich im Nervennetz des Ganglions auflösen. Wie ich mich an Golgi'schen Präparaten belehren konnte, führt die Commissura nuclei rotundi außerdem auch Kreuzungsfasern, die nicht aus dem Nucleus rotundus stammen, und ich habe auch diese in mein Halbschema eingetragen. Es sind dies Fortsätze von Ganglienzellen aus dem Vereinsgebiet, und zwar aus der oberen Hälfte desselben[1]. Es sind hier hauptsächlich die großen Zellen in dem Vereinsganglion (Fig. 33 *gz*), welche diese langen Fortsätze entsenden. Die meisten dieser Fortsätze gelangen in die Commissura nuclei rotundi, ein geringerer Theil von ihnen aber auch in die Commissura postoptica inferior. Auf der anderseitigen Hirnhälfte gerathen diese Fortsätze entweder in das Vereinsgebiet (Fig. 57, *3*, *4*), und diese benutzen stets die Commissura postoptica inferior oder in die Basalbündel des Vorderhirns. Erstere verästeln sich in dem Vereinsgebiet der anderen Hirnhälfte. Auf diese Weise werden die Vereinsgebiete der beiden Seitenhälften sowie die beiden Nuclei rotundi unter einander in Verbindung gesetzt.

Die Commissura posterior inferior der Forelle wird mit Ausnahme der bereits genannten Kreuzungsfasern von dem gekreuzten inneren Theil des Basalbündels des Vorderhirns gebildet, so wie bei Scyllium, und möge sie darum weiter unten erörtert werden.

[1] Auf den Figg. 33 und 34 bezeichnet *f* die Fasersysteme, die ventralwärts in das Vereinsgebiet gelangen.

Die Pars infundibularis (Figg. 38, 41 *J*) wird ventralwärts gebildet durch die der Hypophyse dorsalwärts angewachsenen Lamina postoptica (Fig. 41 *l.po*)[1], caudalwärts von dem Saccus oder Recessus infundibuli (Fig. 41 *w*), und zum Theil von dem Tuberculum impar inferius (Figg. 34, 36, 37, 41 *w'*) und lateralwärts von jederseits einer breiten Seitenwand (Figg. 21—24, 38). Eine Querfaserung innerhalb des Tuberculum impar inferius, die Commissura infundibularis (Figg. 21, 41 *c.in*), vermittelt die Verbindung zwischen den beiden lateralen Infundibularwänden, denn diese sind die hauptsächlichsten Theile an dem ganzen Gebilde. Sie gehen caudalwärts oberhalb des Recessus oder Saccus infundibuli in das Tuberculum impar inferius über. Man kann ihre Grenze in der vorderen Gegend der Commissura posterior (Fig. 24) an den unteren Rand des Nucleus rotundus setzen; dorsomedian werden sie von dem Vereinsgebiet desselben Ganglions (Fig. 23 *vg*) begrenzt. Weiter hinten bildet dann dorsalwärts ihre Grenze die Kommunikation der Infundibularhöhle mit dem Lobus inferior jederseits (Figg. 20—22). Es sind somit rostralwärts die lateralen Wände der Pars infundibularis vor der genannten Kommunikation sehr hoch und breit, hinter dieser aber niedrig (Figg. 21, 22), und sie werden um so niedriger, je näher sie sich der Mündung des Saccus vasculosus befinden (Fig. 20).

Zu innerst wird die Wand des Infundibulartheiles durch die Ependymschicht und, mit Ausnahme der Lamina posterior, von einer dieser Schicht anliegenden kleinzellig-mehrschichtigen Lage begrenzt welche letztere an den rostrolateralen Ecken vor der Höhlenkommunikation eine auffallend dicke Anhäufung bildet (Figg. 36, 37 *i*). Ob diese subependymale Schicht rein neuroglial ist oder auch nervöse Zellen in sich führt, möchte ich unentschieden lassen. Mit dieser Schicht ist nicht zu verwechseln eine subependymale, zumeist nur einschichtige Ganglienzelllage, die sogar stellenweise kleine Anhäufungen bildet (Figg. 36, 38 *iv*). Diese überzieht die ganze laterale Wand und geht dorsalwärts ganz kontinuirlich in die gleiche Ganglienzelllage des mittleren Zwischenhirntheiles über, welche ihrerseits wieder mit der Zelllage des Thalamustheiles kontinuirlich zusammenhängt (Figg. 22, 24). Diese Ganglienzellschicht, welche gewöhnlich die des sogenannten centralen Höhlengraues genannt wird, führt in dem caudalen Theil der Pars infundibularis auch sehr ansehnliche, ja große Ganglienzellen (Fig 21 *iv*; Fig. 34 *rz*), und

[1] Vgl. hierüber meine Arbeit über die Hypophyse etc. (41).

es zeichnen sich unter diesen zwei jederseits durch starke Dimensionen aus, die genau in der hinteren dorsalen Wand des Infundibulartheiles, welche an das Tuberculum impar inferius stößt, liegen (Fig. 36 *rz*).

Nicht zu verwechseln sind mit diesen Zellen die großen Lateralzellen in jeder lateralen Wand, welche an jener Stelle in dem ganzen vorderen Zweidrittel der lateralen Infundibularwand liegen, wo diese an die Lamina postoptica stößt (Figg. 22—25 *ib*). Sie liegen nicht der inneren, sondern der lateralen Seite der Wand an. Ich möchte diese Zellanhäufung das ventrale Ganglion der Pars infundibularis bezeichnen und von ihm bemerken, dass es gewiss eine sehr wichtige Ganglienzellanhäufung ist, doch kann ich, da mir hier die Golgi'sche Methode versagte, nur nach Tinktionspräparaten über sein Verhalten aussagen. Es zieht in der vorderen Gegend der Commissura posterior (Fig. 24) aus dem basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) ein nicht unansehnlicher Strang (*bvhb'*) an jeder dieser Zellgruppe heran und verästelt sich in ihr oder doch in ihrer nächsten Nähe. Es treten aber in diesen diffusen Strang auch stärkere Fortsätze der Ganglienzellen ein (Figg. 22, 23), wodurch eben eine doppelsinnige Leitung ermöglicht wird, und somit steht das ventrale Ganglion der Pars infundibularis direkt mit dem Vorderhirn in Verbindung.

Die bereits erwähnten Riesenzellen in dem caudalen Abschnitt der Infundibularwand (Fig. 36 *rz*) kenne ich aus dem obigen Grunde auch bloß von Tinktionspräparaten her, doch glaube ich trotzdem über dieselben eine wichtige Angabe machen zu können. Schon Bilder, die Längs- und Querschnitte (Figg. 38, 39 *B*) gewähren, beweisen, dass dieses Zellenpaar jederseits nach verschiedenen Richtungen hin größere Fortsätze entsendet, von denen ich aber bloß den mächtigsten verfolgt habe. Dieser, einem ganzen Bündel von feinsten Fasern ähnelnd, färbt sich mit der üblichen Karmintinktion eben so intensiv wie die Leiber der großen Zellen. Die beiden Fortsätze ziehen entlang an der lateralen Seite in der Infundibularwand caudalwärts bis zur Mündung der unteren Hirndrüse oder des Saccus vasculosus (Fig. 39 *A.n*). Von dem Fortsatz der inneren Zelle konnte ich ganz deutlich beobachten, dass, nachdem er sich in zwei Äste theilte, diese (*n'*) aus dem Hirn treten und, der Mündungswand des Saccus vasculosus sich in dem anliegenden Bindegewebe der Hirnhäute fest anlagernd, weiter caudalwärts verliefen (Fig. 38 *n'*), und

es leidet somit keinen Zweifel, dass diese Fortsätze zur Innervirung des Saccus vasculosus dienen[1].

Hier möge nun Einiges über das Tuberculum impar inferius, das ja zum Theil auch die hinterste Wand von der Pars infundibularis bildet, mitgetheilt werden. Die Oberfläche des Tuberculums ist nicht eben, sondern zeigt in der Höhe der Commissura infundibuli (Fig. 41) lateralwärts zwei gemshornförmige Vorsprünge (Fig. 21), die sich weiter ventralwärts noch enger an einander schieben (Fig. 36 *h*). Die spärliche subependymale Ganglienzellschicht setzt sich kontinuirlich in jene der dünnen Wand zwischen Tuberculum impar inferius und superius fort, doch gerathen manche Ganglienzellen auch aus der Schicht in den hinteren Theil der caudalen Zwischenhirnwand. Sowohl von den kleinen Ganglienzellen des Tuberculum impar inferius (Fig. 59) als auch von jenen des genannten Zwischenstückes (Fig. 40, *4*) habe ich Ganglienzellen geschwärzt, die einen mächtigen Fortsatz caudalwärts in die Gegend der Commissura ansulata entsandten und welche dann im metameren Hirne sich auflösten. Es kommt nicht zu einer kompakten Bündelanordnung dieser Fortsätze. Diese Ganglienzellen vereinigen sich bei den Sauropsiden und Säugethieren zu einem kleinen Ganglienpaar, das sich in gleicher Höhe

[1] Dieser feinste Nerv kann auch, selbst wenn er bloß als ein Rudiment eines ursprünglichen Nerven betrachtet würde, mit dem von F. Pinkus (71) entdeckten neuen Nerven bei Protopterus nicht verglichen werden, denn letzterer entspringt an der Basis des »Zwischenhirns« vor dem Recessus praeopticus, also vor dem Opticusabgange, zieht in der Schädelhöhle nach vorn und tritt in nahe Beziehung zum Olfactorius. Da nun dieser Nerv bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern fehlt, bei Amphibien aber auch von Pinkus vergeblich gesucht wurde, so ist seine beschränkte Verbreitung festgestellt, und darum wird auch seine phyletische Bedeutung zweifelhaft. Pinkus (72, pag. 278) selbst findet eine Ähnlichkeit dieses Nerven mit dem Verhalten der hinteren Olfactoriuswurzeln bei Alytes obstetricans, ohne jedoch eine Homologie mit diesem Theil des Olfactorius festzustellen. Ich erinnere daran, dass die Stelle vor dem Recessus praeopticus, wie es in vorliegender Arbeit gezeigt wurde, von der nach Pinkus der fragliche Nerv bei Protopterus abgehen soll, nicht mehr zum eigentlichen Zwischenhirn, sondern zum Vorderhirn gehört. Da nun der dieser Gegend nahe liegenden Area olfactoria ja Olfactoriusfasern aus den Ganglienzellen, die mit den Glomeruli in Beziehung treten, zugeführt werden, so wäre es am wahrscheinlichsten, dass der vermeintliche Protopterusnerv ein abgetrennter Theil dieser Olfactoriusbündel sei und die von Pinkus beschriebenen großen Ganglienzellen in denselben Glomerulis mit entsprechenden Ganglienzellen identisch wären. Dies stünde denn nicht nur in Harmonie mit dem Verhalten bei Anuren, speciell Alytes, sondern würde auch die Sonderstellung des fraglichen Nerven erklären.

mit dem oberen Ende des unteren Tuberculums (so sehe ich es bei Rehföten), an der hinteren Seite der Zwischenhirnwand sich etwas vorwölbend, befindet. Es ist das Ganglion mammillare, das dann den Tractus mammillo-peduncularis in das chordale Hirn entsendet und welcher Tractus dann durch die Vereinigung der beschriebenen Ganglienfortsätze der Fische phyletisch erklärbar ist, denn bei diesen fehlt ein solcher Tractus in koncentrirter Form.

Die Commissura infundibularis (Figg. 21, 41 *c.in*) verbindet die beiden Lateralwände der Pars infundibularis unter einander und hat eine in der horizontalen Ebene hufeisenförmige Form mit nach rostralwärts gerichteten Schenkeln, die als kompakte Bündel bis in die mittlere Gegend der Commissura posterior reichen (Fig. 23).

Diese Kommissur bezeichnet Edinger bei den Selachiern als Decussatio infundibuli, denn der Lage nach — »an der Stelle, wo die beiden lateralen Säcke (Lobi inferiores, H.) vom Mittelstück des Infundibulums abgehen« — kann nichts Anderes gemeint sein. Die beiden Schenkel sollen »aus dorsalen Gegenden des Zwischenhirns (oder schon aus dem Mittelhirn) beiderseits herabsteigen« und nach der Kreuzung »in der Seitenwand nach hinten gelangen, wo sie bis in die Falten des Saccus vasculosus hinein verfolgt werden können« (17, pag. 17). Dass die beiden Schenkel dieser Kreuzung nicht aus dem »Mittelhirn« kommen, glaube ich nach dem Verhalten von Salmo behaupten zu dürfen, und auch das ist sicher, dass die Beobachtung, die beiden Schenkel gelangten nach der Kreuzung in die Wand des Saccus vasculosus, auf Irrthum beruht. Immerhin ist diese letzte Angabe doch von Interesse, da mit den Schenkeln nach der Kreuzung ein Bündelpaar verwechselt wurde, welches offenbar — aus eigener Anschauung kenne ich es nicht — den caudalen Fortsätzen der jederseitigen Riesenzellenpaare dieser Gegend bei Salmo gleichkommt, doch aus vielen kleinen Zellen stammend, wohl ein Bündel sein wird und zur Innervirung des Saccus vasculosus dient.

Bisher wurde in vorliegender Arbeit ein Ganglion in der vorderen Lateralwand des Zwischenhirns unberücksichtigt gelassen, welches, unter dem Namen Ganglion geniculatum bekannt und durchgehends mit den Selachiern beginnend, bei den Vertebraten angetroffen wird. Da dieses Ganglion einem Theil der Opticusfasern zum Ursprunge dient, beziehungsweise Fortsätze der Ganglienzellen der Retina sich in demselben auflösen und der Name Ganglion geniculatum doch weiter nichts ausdrückt, so glaube ich dazu berechtigt zu sein, — obgleich ich es ungern thue, einen so altehrwürdigen, ein-

gebürgerten Namen zu verlassen — den früheren Namen in Nucleus opticus lateralis umzuwandeln. Seitlich nenne ich den Kern, im Gegensatz zum medialen Opticuskern, den Thalamuskern. Es wurde von den Autoren ein Corpus geniculatum internum und externum unterschieden. Ersteres ist für uns der äußere und letzteres der innere Theil des Kernes. Bei verschiedenen phyletisch jüngeren Teleostiern beschrieb das Corpus geniculatum externum zuerst Fritsch (24, pag. 63) ausführlicher. Nach ihm ist es »ein gefaltetes Organ von grauer Substanz mit eingestreuten kleinen Ganglienzellen«, das in die Opticuswurzel eingeschaltet liegt. Es wird theils aus den sich in ihm »entwickelnden«, theils von oben herkommenden Fasern durchsetzt. Auch Mayser (61, pag. 331) hält es für möglich, dass Opticusfasern in diesem Kern enden.

Bei der Forelle liegt der äußere Theil des Kernes vorn zwischen dem äußeren grobfaserigen Wurzeltheil (Figg. 28, 29 *opt''*, *opt'''*) des Opticus und hat auf horizontalen Längsschnitten eine hufeisenförmige Gestalt (*n.opt.lat*). Er besteht aus einer grauen Substanz, einem feinsten, mit Neuroglia durchwobenen Nervennetz und zahlreichen eingestreuten Ganglienzellen. Die graue Masse wird dann median-, caudal- und dorsalwärts durch eine helle Schicht umgeben, die ebenfalls Ganglienzellen in sich führt. Der innere Kerntheil (Fig. 29 *n.opt.lat'*) liegt caudal- und theilweise dorsalwärts von dem äußeren Kerntheil, lateralwärts von dem Thalamustheil und ist viel komplicirter gebaut wie der äußere. Sein hinteres Ende reicht bis in die vorderste Gegend der Commissura posterior, und an seinem hinteren Ende ist der innere Kerntheil auch am umfangreichsten. Er besteht hier (Fig. 25 *n.opt.lat'*) aus mehreren Unterabtheilungen. Der grauen Portion lagert lateralwärts eine hellere (Figg. 25, 29 *zl*) an, die unmittelbar der Anheftungsstelle des Tectum opticum angrenzt. Diese äußere Portion besteht aus einer grauen, weniger intensiv tingirbaren Grundsubstanz, der größere Ganglienzellen und schmale Längsbündel einlagern. Sie wird von der inneren, tiefgrauen Portion durch eine Querfaserschicht stellenweise getrennt, die durch Opticuswurzeln aus dem Tectum gebildet wird (Fig. 26 *fw*). Rostralwärts erstreckt sich die äußere Portion bis an die vordere Grenze der Commissura posterior (Fig. 26) und verliert sich dort allmählich. Caudalwärts umgreift sie etwas die tiefgraue Portion. Hauptsächlich aus dieser lateralen und nur zum geringen Theil aus der tiefgrauen Portion entwickelt sich ein caudoventral ziehendes, mächtiges, doch recht diffuses Bündel (Fig. 61 *bnom*), welches dann, lateralwärts

vom Nucleus rotundus mit den anderen Bündelsystemen in das Vereinsgebiet des Lobus inferior gelangend, sich in demselben vertheilt; es ist die caudale Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis. Es beginnt sich diese Bahn (Fig. 26 *bnom'*) schon in der vorderen Gegend des Beginnes der äußeren Portion zu sammeln, liegt aber hier anderen Längsbündeln des Opticuswurzelsystems so fest an, dass sie von diesen gar nicht zu trennen ist. Hinter dem inneren Theil des Nucleus opticus lateralis ist sie ein ganz rundes, diffuses Bündel mit zahlreichen eingestreuten Ganglienzellen (Fig. 24 *bnom*); so finden wir sie auch noch in der mittleren und hinteren Gegend der Commissura posterior (Figg. 23, 22), von wo an sie dann ventralwärts gelangt.

An sagittalen Längsschnitten erkennt man, dass der hintere Abschnitt des äußeren Kerntheils (Fig. 71 *n.opt.lat*) dorsalwärts fest an die ventrale Seite des inneren Kerntheils (*n.opt.lat'*) anstößt und beide von einander nur durch jene schon erwähnte helle Zone getrennt werden. Diese ist, wie horizontale Längsschnitte (Fig. 29 rechts) lehren, nichts Anderes als die rostrale Fortsetzung der äußeren Portion des inneren Kerntheiles, denn diese schiebt sich hier zwischen die beiden grauen Kerntheile ein und vermittelt deren innigsten Zusammenhang.

Rostralwärts zieht sich die ganze graue Portion des lateralen Opticuskernes in ein dorsales (Fig. 71 *f*) und ein ventrales Bündel (Figg. 71 *f'*, 63 *nb*, 61) aus. Ersteres begiebt sich, oberhalb vom äußeren Kerntheil gelegen, in das Tectum opticum, und zwar in dessen dorsale Längsschicht; das ventrale gelangt in die Opticuswurzel. Lateralwärts setzt sich das obere Bündel in jenes Bündelsystem fort, das weiter hinten die graue Portion des inneren Kerntheiles durchsetzt (Fig. 14, 26, 25), und ist von diesem durchaus nicht trennbar. An Golgi'schen Präparaten sehe ich, dass manche Fasern dieses durchsetzenden Systems (Fig. 72, *14*), in die äußere Längsschicht des Tectum gelangend, sich der weiteren Beobachtung entziehen. Andere Fasern sind lange Netzfortsätze von Ganglienzellen aus dem Tectum (Fig. 71, *1*), die in den grauen Kerntheil gelangen und in dessen Nervennetz sich auflösen. Es giebt aber auch lange Fortsätze von Ganglienzellen aus dem grauen Kerntheil (2), die entlang dieses Weges in das Tectum gelangen.

Aus der grauen Substanz des inneren Kerntheiles gelangen zahlreiche Ganglienzellfortsätze als Wurzelfasern in die gekreuzte Opticuswurzel (Figg. 71, *5*; 72, *11*, *12*), es ziehen aber auch aus der

Opticuswurzel Fasern in großer Zahl in diesen Kerntheil, um sich dort zu verästeln (Fig. 71, *4*). Außerdem entspringen Opticuswurzelfasern aus Ganglienzellen der hellen Portion (*6*) und aus solchen des äußeren Kerntheiles (*3*). Ferner giebt es um den ganzen lateralen Opticuskern herum zwischen den Opticuswurzelfasern kleinere Zellen, die theilweise Neuroglia-, theilweise Nervenelemente sind. Sie können lateral, medial und ventral vom Kern liegen und gehören streng genommen diesem nicht mehr an. Der nervöse Theil dieser Zellen sind multipolare Elemente, von denen viele einen feinen Achsencylinder in die Opticuswand senden (Figg. 71, *8*; 72, *1*, *2*, *3*, *4*, *5*).

Bezüglich der Fasern der caudalen Bahn konnte ich auch feststellen, dass in dieselbe Fortsätze aus den Ganglienzellen des inneren Kerntheiles (Fig. 71, *7*) gelangen und vice versa von dort aus auch Fasern dem Kern zugeführt werden, die dann im Nervennetz des Kernes ihr Ende finden (Fig. 71 mit roth).

Zum Schluss und als Ergänzung des bereits weiter oben Mitgetheilten möchte ich zukünftige Untersucher noch auf gewisse breite Wurzelfasern des Opticus aus dem Tectum aufmerksam machen. Von diesen gelangt ein Bündel lateralwärts vom Nucleus opticus lateralis nach vorn (Figg. 25, 26, 28, 29 *opt‴*; 72, *15*, *15′*) und bildet dann mit einem medianen, am vorderen Ende des äußeren Theiles des Nucleus opticus lateralis herabziehenden eben so breitfaserigen Bündel (Fig. 15 *w*, *w′*) den äußeren grobfaserigen Theil der Opticuswurzel (Fig. 29 *opt‴*), der dann ganz vorn dem feinfaserigen medianen Wurzeltheil (Figg. 28, 29 *opt*) anliegt und sich erst weiter ventralwärts mit dessen Fasern vermengt. Ein einziges Mal bei einer jungen Forelle mit Dottersack gelang es mir, eine solche dickere Faser bis zu einer großen Ganglienzelle des Tectum zu verfolgen, deren Achsencylinder sie vorstellte. Diese große Zelle dürfte schon dem Nucleus corticalis beizuzählen sein. Immerhin soll wegen diesem Einzelbefund bezüglich der Ursprungsweise der breiten Opticuswurzelfasern nicht behauptet werden, dass sie alle gleicher Herkunft seien.

Wenn wir nun zum Schluss der Beschreibung das über den Ursprung des Opticus bei der Forelle hier Mitgetheilte zusammenfassen, so ergiebt es sich, dass der weit größte Theil der Opticuswurzelfasern der Knochenfische im Tectum opticum endigt oder entspringt; diejenigen Fasern, welche Retinazellfortsätze vorstellen, verästeln sich im Nervennetz des Tectum und andere entspringen aus Zellen desselben. Ein anderer

Theil der Wurzlfasern entspringt beziehungsweise endigt im lateralen Opticuskern oder in dessen nächster Nähe, und ein dritter Theil entstammt mit mehreren Bündeln aus dem Thalamustheil des Zwischenhirns und mit einem Bündel aus jenem des Vorderhirns, also aus dem ganzen ursprünglichen Vorhirn. Nur ein verhältnismäßig geringer Wurzeltheil stammt aus den Haubenganglien.

Bellonci versetzte den Ursprung sämmtlicher Opticuswurzelfasern in das Tectum opticum, denn, wie er sagt, »auch bei den Teleostiern begeben sich alle Opticusfasern zur Rinde des Corpus opticum (Tectum opticum) und lösen sich dort in ein Netz auf« (6, pag. 15), doch fehlte es an solchen Autoren nicht, die auch aus anderen Zwischenhirntheilen Ursprungsfasern zum Opticus gelangen sahen. So hat, wie ich bereits erwähnt habe, Viault Opticusfasern aus den Haubenganglien entstehen sehen. In neuerer Zeit hat dann D. Mirto (66) beobachtet, dass wenige Opticusfasern auch in dem »Corpus geniculatum externum« endigen, und dass ein viertes ventrales Opticusbündel dem »Thalamus« entstammt, und eben so hat Fusari (21)[1] einen Theil der Opticusfasern im »Corpus geniculatum« endigen sehen.

Es war stets störend für die Vergleichung, dass bei den Fischen der Opticus, wie es besonders seit Bellonci angenommen wurde, ausschließlich aus den Lobi optici entspringen sollte. Ist diese Ursprungsweise bei den Amnioten auch durchgehends noch vorhanden und gelangt sie bei den Vögeln wieder zur hohen Geltung, so gelangt doch im Laufe der Phylogenie ein anderer, scheinbar neuer Ursprung aus dem Zwischenhirn zu höherer Geltung. Durch fortwährende Vergrößerung führte dann dieser neue Kern zur Ausbildung des Thalamus opticus, und in dem Grade, wie die Vergrößerung an Boden gewann, verkleinerten sich die Vierhügel. Es war unverständlich, wie plötzlich ein Hirntheil, die Beziehung der Retina mehr oder weniger aufgebend, es einem anderen Hirntheil überlassen sollte, der früher mit der Retina in gar keiner Beziehung gestanden hatte, denn ein solches Verhalten würde ja einer kontinuirlich phyletischen Gestaltung widersprechen. Thatsächlich aber verhält sich die Sache anders. Bei der Ausbildung des paarigen Wirbel-

[1] Diese zwei Arbeiten waren mir trotz vielfacher Bemühungen unzugänglich geblieben, wie es denn auch K. Krause so ergangen scheint, und ich musste mich gleich ihm mit Edinger's Referat begnügen.

thierauges, erworben durch diese Thierabtheilung, wurde nämlich ein lateraler Theil der Hirnwand in das neue Sinnesorgan aufgenommen und wurde zur Retina. Dies erfolgte zu einer Zeit, wie wir es aus der Ontogenese wissen, als noch kein Vorderhirn zur Ausbildung gelangt war und nur das Vorhirn mit den Haubenganglien das prächordale Hirn bildete. Die zur Retina verwendete Hirnwand musste an der Grenze zwischen prächordalem und postchordalem Hirn gelegen haben und sie musste von beiden Hirntheilen Theilstücke in sich aufgenommen haben. Auf diese Weise gelangte die Retina zu einer Wurzel aus dem Vorhirn und zu einer solchen aus dem chordalen Hirn. Dass ursprünglich diese Wurzeltheile gleich stark sein mussten, dies geht daraus hervor, dass bei den Selachiern der Lobus opticus viel kleiner ist, wie bei den Teleostiern. Die Vergrößerung der Lobi erfolgte, wie wir ja hierfür die Ganoiden als Beweis heranziehen dürfen, bei der Abzweigung dieser und erreichte ihren höchsten Grad bei den Teleostiern. Den Grund dafür anzugeben, welcher diese Vergrößerung herbeiführte, ist zur Zeit freilich nicht möglich, doch wäre es ja möglich, dass diejenigen Retinaelemente, welche mit dem Tectum opticum zusammenhängen, von jenen, die mit dem Vorhirn in Konnex stehen, physiologisch verschieden sind, und dass schon bei den Ganoiden jene Elemente zu Ungunsten dieser wie auch absolut (die großen Augen vieler Teleostier besitzen sehr große Lobi optici, z. B. bei den Scomberoiden) zugenommen haben. Jedenfalls war diese Vergrößerung der Lobi in der geraden phyletischen Weiterbildung kein Desiderium, denn sie ist weder bei den Amphibien noch bei dem einen Stamm der Amnioten, den Säugethieren, zu vermerken, vielmehr gelangte bei den letzteren der Vorhirnursprungstheil im Thalamus opticus zur vollen Geltung. Wie es die Ontogenese deutlich beweist, entwickelte sich dieser entsprechend den Verhältnissen bei den Fischen nur zum größten Theil aus dem Zwischenhirn und zum kleineren aus dem Vorderhirn, also aus dem ganzen Vorhirn, erfuhr aber nachher eine rostrale Verschiebung.

Ein Vergleich des Selachierzwischenhirns mit jenem der Knochenfische führt zu wichtigen Ergebnissen. Schon ein einziger Blick über einen Querschnitt des Zwischenhirns des Scyllium (Figg. 74, 77) genügt, um davon zu überzeugen, dass die Differenzirung hier lange nicht so vorgeschritten ist, wie bei den Knochenfischen. In der Thalamusgegend kommt es allerdings zu einer Kernbildung — und darum ist der Thalamustheil der Knochenfische auf einem ursprüng-

lichen Stadium stehen geblieben —, die aber schon ihrer geringen Länge wegen nicht dem ganzen Thalamustheil der Knochenfische entsprechen kann.

Ein äußerer Opticuskern gelangt noch nicht zur vollen Entfaltung, obgleich die bezügliche Stelle von einem aparten Fasersystem mit eingestreuten Ganglienzellen (Textfig. 23 *n.opt.lat*; Fig. 77) eingenommen wird und zweifellos als Vorläufer des Kernes gilt. Zukünftige Untersuchungen, angestellt an Selachiern mit Berücksichtigung der Ontogenese der Salmoniden, werden darüber zu entscheiden haben, ob der Nucleus opticus lateralis sich ganz aus dem Zwischenhirn herausdifferenzirte, oder auch noch das Tectum opticum zu seiner Bildung beitrug.

Das Vereinsgebiet ist in seinem vollen Umfang so gut ausgebildet bei den Selachiern wie bei den Knochenfischen. Der Nucleus rotundus ist als solcher nicht vorhanden, denn jener Kern, den ich bei Scyllium als ventralen Zwischenhirnkern benannt habe (Figg. 45, 77 *vzhk*), kann wegen seiner Lage mit dem Nucleus rotundus nicht gleichgestellt werden. Er liegt sehr tief unten am Boden und erstreckt sich in der ventralen Wand der Pars infundibularis (Textfig. 23) bis zu deren Ende, und kann dann nur als Homologon der Infundibularganglien der Teleostier gelten, wofür übrigens auch der Umstand spricht, dass auch in diese Ganglien des Scyllium aus dem basalen Vorderhirnbündel beziehungsweise vice versa Faserbündel gelangen. Die entsprechenden Ganglien der Teleostier gestalteten sich allerdings eigenartig und büßten wegen der Größe der Elemente an deren Zahl ein. Wir wissen von der Forelle her, dass der der Commissura postoptica superior des Scyllium entsprechende Kommissurtheil bei Salmo aus den Nuclei rotundi herrührt, und dies giebt dafür einen Fingerzeig ab, wo wir bei Scyllium den Vorläufer dieses Kernpaares zu suchen haben. Die Commissura postoptica superior wird bei Scyllium allerdings theilweise von Fasern aus dem Tectum opticum gebildet — die wohl auch bei der Forelle vorhanden sein werden (Fig. 25), doch wegen der festen Anlagerung an das Chiasma von mir unbemerkt blieben —, es mischen sich diesen aber auch aus dem undifferenzirten mittleren Zwischenhirntheil Fasern bei und darum werden die Elemente des späteren Nucleus rotundus wohl hier zu suchen sein. Der Nucleus rotundus gelangt also als koncentrirter Kern bei Scyllium noch nicht zur Ausbildung.

Es genügt dies, um zu zeigen, dass bei dem Vergleich des Zwischenhirns der Fische mit jenem der Amphibien und Amnioten

die Knochenfische nur mit Berücksichtigung der weniger differenzirten Zustände der Selachier verwerthet werden können.

B. Das Vorderhirn.

Wie zuerst Rabl-Rückhardt (80) ausführlicher dargelegt, besteht das Vorderhirn der Knochenfische nicht aus paarigen kompakten Ganglien, wie es vor ihm mit einziger Ausnahme Stieda's angenommen ward, sondern diese paarigen Ganglien sind bloß basale Vorderhirnganglien, denen, lateralwärts angewachsen, ein dorsalwärts geschlossenes, doch dort durch keine sagittale Einfaltung in zwei seitliche Hälften abgetheiltes Pallium eigen ist. Es kommen somit die seitlichen Ventrikel auch bei den Teleostiern vor. Das Pallium, dem jene dorsale Lamelle entsprechen soll, wird jedoch bei diesen Fischen nur durch eine einzellige Epithelschicht gebildet und enthält somit keine nervösen Elemente, es fehlt ihm die Rindenbildung vollständig. Dieses »embryonale Pallium« geht dann medianwärts in die Schlussplatte über und hinten in das Velum transversum (Fig. 41). Dieser Befund Rabl-Rückhardt's wurde dann von Mayser und Edinger für die Teleostier und von Goronowitsch für Acipenser vollinhaltlich bestätigt.

Es handelt sich bei den Knochenfischen meiner Ansicht nach aber in dem einschichtigen Pallium nicht um ein reines Stehenbleiben auf embryonalen Verhältnissen, die etwa aus embryonalen Zuständen der Selachier ableitbar wären und so eine Art Neotenie im Sinne Boas' (8) vorstellen würden. Es ist höchst wahrscheinlich, dass auch den Vorfahren der Teleostier eine geringe nervöse Hirnrindenbildung eigen war. Freilich sind die Vorfahren, welche jene Rindenbildung noch aufwiesen, nicht mehr in der Gruppe der Ganoiden zu suchen, denn diese besitzen auch kein nervöses Pallium mehr, sondern wären wohl unter jenen fossilen Formen, die als gemeinsame Ahnen der Ganoiden und Teleostier von den Urselachiern abstammten, zu suchen. Diese Ansicht wird durch die Ontogenie der paarigen Vorderhirnanlagen bei der Forelle gestützt. Bei 5 mm langen Embryonen (41, Fig. 1) legt sich lateralwärts an dem Vorhirn oberhalb des Recessus praeopticus je eine dorsoventral gerichtete, schmale und durchaus kompakte Verdickung an, und die beiden Verdickungen werden nur durch eine ein bis zwei Zellen breite mediane Wand unter einander zusammengehalten. Es erscheinen dann diese Verdickungen auf sagittalen Längsschnitten wie eine

Verdickung der Schlussplatte, was sie ja aber nicht sind. Sie finden sich in dieser Form auch noch bei 6 mm langen Embryonen vor (Textfig. 2 *gp*). Entsprechend diesen ontogenetischen Stadien der Forelle sind bei den Squaliden die Vorderhirnanlagen gleichfalls paarig, doch stellen sie hohle Blasen vor, und folglich ist bei ihnen das Pallium bereits in der dorsalen Wand der Blase angelegt. Bei der Forelle ist in Folge der kompakten Anlage des Vorderhirns aber das Auftreten des Palliums jetzt noch unterdrückt, doch in der kompakten Anlage mit enthalten. Erst später, nachdem die dünne Vorderhirnplatte sich verlängert, verbreitert sich auch die schmale Membran lateralwärts, die seitlichen Theile der eigentlichen Schlussplatte zwischen den kompakten Vorderhirnanlagen. Diese Verbreiterung nimmt allmählich zu[1], und dadurch wird den beiden Vorderhirnanlagen die Möglichkeit gegeben, ein ganz geringes Kreissegment beschreibend, etwas nach lateroventral zu rücken. Von nun an wachsen die beiden Vorderhirnanlagen auch nach rostralwärts, und da dieses Wachsthum die Schlussplatte nur in geringem Grade mitmacht, so werden die beiden lateralen, durch das Wachsthum der Vorderhirnanlagen sich verbreiternden, an diese angewachsenen Ränder der dünnen Verbindungsmembran von der Schlussplatte aus nach rostralwärts vorgebuchtet. Daher kommt es dann, dass selbst bei sechs Wochen alten Larven man noch hinter den Bulbi olfactorii paarige Hirnhöhlen antrifft (Fig. 81). Dies ist jedoch nur knapp vor der Schlussplatte der Fall und hinter dieser ist die Vorderhirnhöhle unpaar.

Das Pallium ist jetzt noch in seinem rostralen Theil mehrschichtig, und an der Stelle, wo es den basalen Vorderhirnganglien angewachsen ist, ist seine Fortsetzung, das Ependym der basalen Ganglien, sehr dick und weist eine starke Proliferation auf. Darum ist anzunehmen, dass die Verbreiterung des Hirndaches von dieser Stelle aus erfolgt. Aus diesen Verhältnissen geht meiner Ansicht nach hervor — wenngleich eine gewisse Cänogenese zugegeben werden muss —, dass das sogenannte Pallium der Knochenfische eine späte Bildung vorstellt, welche nicht ohne Weiteres mit der Hirndecke der Selachier, aus der sich die Hirnrinde differenzirt, verglichen werden kann, sondern eher anzunehmen ist, dass in dem sogenannten Pallium der

[1] Dieses Gesammtbild entwerfe ich nach zahlreichen embryonalen Stadien, die hier alle wiederzugeben zu weitläufig wäre.

Knochenfische, das ja, wie wir sehen, eine eigenartige Bildung vorstellt, bloß ein Theil des eigentlichen Palliums der Selachier sich vorfindet, nämlich der ependymale, und dass der nervöse Theil innerhalb der Basalganglien des Vorderhirns zurückgehalten wird und folglich auch diese nicht ohne Weiteres mit den Basalganglien (Striatum) der Selachier, Amphibien und Amnioten, aber auch nicht mit jenen der Petromyzonten[1] gleichgestellt werden dürfen, sondern dieses Ganglion der Teleostier ist eine eigenartige Bildung, welche das Striatum und den den Knochenfischen zukommenden Theil des Palliums in sich schließt. Hierfür sprechen denn, wie wir weiter unten sehen werden, auch die baulichen Verhältnisse.

---

[1] Das Vorderhirn der Petromyzonten zeigt gewiss noch sehr viele primäre Einrichtungen und verdient diesbezüglich volle Beachtung, darin stimme ich mit STUDNICKA (83) völlig überein. Dieser Forscher hat gezeigt, dass das Vorderhirn dieses Cyclostomen sich auch paarig anlegt, und hierin liegt ein weiterer Fortschritt unserer Kenntnisse über die erste Anlage des Vorderhirns; es gelangt die alte BAER-REMAK'sche Angabe von der paarigen Entstehung des Vorderhirns der späteren MIHÁLKOVICS'schen gegenüber wieder zur Geltung. Diese Anlagen sind aber bei Petromyzon massiv und werden erst später hohl, und hierin liegt eben, wie ich bemerken möchte, gegenüber den älteren Formen der Selachier, bei denen sich das Vorderhirn als paarige Blasen anlegt, ein modificirter Zustand, denn letztere haben die ursprüngliche Anlage gewahrt. Nach dem Hohlwerden der paarigen Anlage bei Petromyzon wird die Dachseite zum Pallium und die ventral verdickte zum Striatum. Es sind also die Zustände der Petromyzonten von jenen der Ganoiden und Knochenfische zu trennen und dürfen wegen der kompakten Anlage mit diesen nicht gleichgestellt werden. In dem Verhalten des Bulbustheiles vom Olfactorius zum jederseitigen Vorderhirn, deren vordere Wände eigentlich die primären Bulbi bilden, ist den Selachiern gegenüber ebenfalls noch ein ursprünglicher Zustand gewahrt worden. Ursprüngliches und eigenartig Modificirtes liegen somit im Petromyzonhirn eben so neben einander wie in der gesammten Anatomie der Cyclostomen überhaupt. So aufgefasst, gebe ich STUDNICKA gern Recht, wenn er aber meint, dass das Selachierhirn als ein modificirtes zu betrachten sei, so liegt das daran, dass er zwischen jüngeren und modificirten Selachiern nicht streng unterscheidet. Er hat Recht, wenn er die umgestalteten Rochen und junge Haie, wie er u. A. Carcharias und Sphyrna darunter versteht, nicht aber, wenn er die Notidaniden und auch gewisse jüngere pentanche Haie, wie etwa Scyllium und Acanthias sind, meint, denn diese haben das paarige Verhalten des Vorderhirns gut genug erhalten. Die Selachier mit massivem Vorderhirn haben bekanntlich dieses Verhalten erst sekundär erworben und zeigen in ihrer Ontogenie einen direkten Anschluss an die paarigen Vorderhirne ihrer Ahnen. Sekundär ist also nur dieser Zustand bei den Selachiern aufzufassen.

Die ausführlichsten Mittheilungen über den Bau des Teleostier-Vorderhirns verdanken wir ebenfalls Edinger. Nach ihm (16, pag. 96) entsprechen die basalen Vorderhirnganglien dieser Fische nur den Stammganglien, und das Pallium, welches keine nervösen Elemente führt, nur dem embryonalen Pallium der Selachier etc. Die Stammganglien sind unter einander durch die Commissura interlobularis verbunden, welche, da in sie Olfactoriuswurzeln eintreten (Fritsch) und sich dort kreuzen (Bellonci), Edinger mit Recht der Commissura anterior höherer Wirbelthiere gleichstellt. An dem Stammganglion unterscheidet er eine ventrale und eine dorsale Abtheilung, von denen erstere die caudalwärts ziehenden Faserbündel aus der dorsalen Abtheilung des Vorderhirns in sich führt. Die dorsale Abtheilung enthält die meisten Ganglienzellen, die aber auch in der ventralen nicht fehlen. An der Grenze beider Abtheilungen setzt sich das Pallium an. Aus dem Stammganglion entspringt mit drei Wurzeln das basale Vorderhirnbündel, und zwar entspringt die dritte Wurzel aus einem Zellenkomplex nahe der Mittellinie des Ganglions. Das ganze Bündel zieht nach hinten und endet zum Theil »im Thalamus«, zum Theil gelangt es »weiter hinab«. Zwischen den beiderseitigen Vorderhirnbündeln ziehen, sobald sie in das Zwischenhirn gelangen, »dünne Fasern dahin« und bilden dort eine Kommissur. Diese Beobachtung vervollständigte Edinger in der letzten Ausgabe seiner Vorlesungen, wo er ein Schema des Bündelverlaufes und der Ganglien in dem Stammganglion von Cyprinus carpio darstellt (19, Fig. 98). Dieses soll vier Zellanhäufungen besitzen, eine dorsomediane, das eigentliche Striatum, eine von dieser ventral gelegene, das Epistriatum, eine vordere laterale und eine caudale, die Area olfactoria und den Nucleus thaeniae. Aus dem Striatum gelangt ein starkes Bündel caudalwärts, der Tractus strio-thalamicus, aus der vorderen Gegend ein medianes Bündel zum Lobus inferius. Der Tractus olfactorius theilt sich in ein mediales breiteres und ein laterales Bündel. Ersteres, der Tractus bulbo-epistriatus, gelangt caudalwärts und theilt sich an der Commissura interlobularis in zwei Hälften. Die laterale Portion geräth in das Epistriatum, die mediale in die Kommissur. Außerdem besitzt diese Kommissur noch das bekannte hintere Bündel, das die beiden Stammganglien unter einander verbindet. Der laterale Bündeltheil des Tractus olfactorius gelangt in die Area olfactoria und ist der Tractus bulbo-corticalis. Aus dem Nucleus thaeniae gelangt ein Bündel caudalwärts in die Haubenkommissur und nach erfolgter Kreuzung in das gleiche Ganglion der anderen Seite (Trac-

tus olfactorius habenularis thaeniae). Bei den Selachiern soll das basale Vorderhirnbündel aus den Stammganglien bis zur Commissura postoptica und von dort weiter bis in das Zwischenhirn gelangen, wo ein Theil in das Thalamusganglion, der andere Theil bis in die Oblongata verfolgbar ist (pag. 105), doch wissen wir bereits, dass EDINGER diese letzte Annahme später fallen ließ. Eine Kreuzung aus diesen Bündeln kommt erst in der Commissura postoptica zu Stande. Das Mantelbündel entspringt aus der dorsalen Mantelregion und gelangt basalwärts, wo es sich dann mit dem der anderen Seite in der Commissura postoptica kreuzt; nach der Kreuzung zieht es gegen die Oblongata hinab.

Was EDINGER als Decussatio transversa bezeichnet und zeichnet, ist thatsächlich die Kreuzung von vertikalen Fasern aus dem Zwischen- und Mittelhirn, unsere Commissura postoptica superior, und die Kreuzung des inneren Theiles vom Mantelbündel befindet sich, wie wir sahen, in der Commissura postoptica inferior, hier ist also EDINGER ein Irrthum unterlaufen. Der nichtgekreuzte Abschnitt des Mantelbündels ist EDINGER entgangen.

Ich unterscheide am Vorderhirn jederseits das Basalganglion und das diese überdeckende epitheliale Hirndach. Ersteres besteht, wie EDINGER für andere Teleostier angegeben hat und wie es auch bei Knorpelganoiden, speciell bei Acipenser nach GORONOWITSCH der Fall ist, aus zwei in einander kontinuirlich übergehenden Abschnitten, einem ventralen und einem dorsalen. Der ventrale schmale Abschnitt (Fig. 16 *tht'*) ist die kontinuirliche Fortsetzung des allmählich schmäler werdenden Thalamustheiles aus dem Zwischenhirn (Fig. 18 *tht'*) und reicht bis zur Commissura interlobularis, wo er allmählich aufhört. Wie wir bereits wissen, giebt dieser Thalamustheil des Vorderhirns für den Opticus das erste Wurzelbündel (Fig. 16 *ub*) ab. Es liegt in seinem caudalsten Abschnitt inzwischen des caudalwärts ziehenden Längsbündelsystems des Vorderhirns (*bvhb*) eine sich sehr intensiv mit Karmin färbende längliche Ganglienmasse (Figg. 16, 29 *n.post*), die ich das Ganglion posterius des Vorderhirns nennen möchte. Der ventrale schmale Abschnitt geht nach oben in den sich dorsalwärts zu immer mehr verbreiternden dorsalen Abschnitt über (Fig. 16 *bg*). Der die beiden Basalganglien unter einander verbindende Boden ist bis zu der Commissura interlobularis breit, doch an verschiedenen Stellen ungleich dick. Vom Chiasma an (Fig. 41 *opt*) ist er Anfangs dünn, doch wird er hinter der Commissura interlobu-

laris dicker, was daher rührt, dass dort das subependymale, wie es scheint rein neurogliale Gewebe, an Masse zunimmt. Vor der Kommissur wird ferner der Boden dadurch, dass die beiden Basalganglien ventralwärts näher an einander rücken, ganz schmal.

Der dorsale Theil des Basalganglions hat eine dorsalwärts breite, ventralwärts schmale Form (Figg. 16, 17) und besitzt eine gewölbte Oberfläche. Lateralwärts befestigt sich an denselben das Hirndach (*e*). Die Höhle (*u*) zwischen den beiden Basalganglien ist spaltförmig längsgestellt und jene zwischen den Ganglien und dem Dach niedrig und breit, auf ersteren quer aufliegend. Hierdurch erhält die ganze Höhle eine T-förmige Gestalt (Figg. 16, 17). An dem rostralen Ende des Vorderhirns erweitert sich der spaltförmige Theil der Höhlung beträchtlich (Figg. 28, 29) und die Lamina terminalis springt etwas in die Höhle vor, wodurch das Paarigsein der Höhle im larvalen Leben noch angedeutet wird.

Von der Kommissur an caudalwärts, in gleicher Höhe mit der Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitt, befindet sich an dem dorsalen Abschnitt eine caudalwärts gerichtete wulstförmige Verdickung. Diese ist bei jungen Thieren selbst bis 1—$1^1/_2$ Jahren unansehnlich, und auch bei älteren Individuen springt nur das hintere abgerundete Ende des Wulstes lateralwärts vor. Bei sehr großen Individuen endet der Wulst mit einem ganz ansehnlichen Höcker (Fig. 28 *ar.olf*). Diesen Höcker und seine rostrale Fortsetzung, also den ganzen Wulst, bezeichne ich, da er sowohl was seine Lage betrifft als auch seinem Baue nach der Area olfactoria entspricht, auch mit diesem Namen.

Was die Vertheilung der Ganglienzellen in den Basalganglien betrifft, so ist diese bei der Forelle eine sehr gleichmäßige und nur an zwei Stellen kommt es zu einer dichteren Ansammlung von Ganglienzellen. Die hintere Stelle, bestehend aus sehr kleinen, sich intensiv tingirenden Zellen, habe ich bereits unter dem Namen Nucleus posterior aufgeführt. Der vordere Nucleus wird ebenfalls von kleinen multipolaren Elementen gebildet (Fig. 28 rechts) und liegt, entlang der ventromedialen Wand, in dem vorkommissuralen Abschnitt. Am mächtigsten ist er an seinem vorderen, dem Bulbus olfactorius anliegenden Ende, wo er keilförmig abgerundet endet (Fig. 28 *n.ant*). Möglich wäre es, dass die Zellfortsätze dieses Kernes mit dem Bulbus olfactorius in Beziehung träten.

Wie es schon seit Edinger bekannt ist, finden sich die meisten Ganglienzellen in dem dorsalen Abschnitt des Basalganglions. Ob-

gleich sonst hier die Ganglienzellen ziemlich gleichmäßig vertheilt sind, so lässt sich doch eine ventrale, der inneren Oberfläche des Basalganglions anliegende breite corticale Ganglienzellschicht von einem inneren Theil unterscheiden. Sie zeichnet sich im Allgemeinen durch etwas größere Ganglienzellen dem Kerntheil gegenüber aus, doch noch mehr als durch diese geringe Größendifferenz zwischen den Zellen sind diese Theile von einander durch verschieden intensive Färbbarkeit der Intercellularsubstanz unterschieden. Während nämlich die der corticalen Schicht sich weniger tief mit Karmin färbt, erfährt der Kerntheil eine tiefe Färbung (Figg. 16, 17). Dies rührt von dem großen, wenn nicht absoluten Neurogliamangel in der corticalen Schicht her.

Die verhältnismäßig großen Zellen der corticalen Schicht werden an den medialen Seiten des Basalganglions ventralwärts zu immer kleiner, bis sie endlich in dem ventralen Ganglientheil gleich wie im Thalamustheil ihr Umfangminimum erreichen (Fig. 16). Ähnlich verhält es sich auch in der vorkommissuralen Hälfte des Ganglions. An der ventromedialen Seite stehen die kleinen Ganglienzellen dicht beisammen und verdichten sich rostralwärts zu immer mehr, bis auf diese Weise der Nucleus anterior dann allmählich zu Stande kommt (Figg. 28, 29 *n.ant*). In der Area olfactoria gehören die Ganglienzellen zu den größeren Elementen.

Die durchgehends kleinen Ganglienzellen der Basalganglien zeichnen sich durch einen relativ sehr großen und sehr hellen Zellkern mit kleinem Zellkörperchen und einem sehr geringen Zellleib aus. Dieser liegt als dünner Saum um den Kern (Fig. 70). Die meisten, doch nicht alle Zellen besitzen neben vielen kleinen auch einen ansehnlichen Netzfortsatz (Figg. 69, 70), der stets sehr lang ist und sich in andere Hirntheile begiebt. Die kurzen Fortsätze sämmtlicher Zellen verästeln sich in dem feinen, doch sehr deutlichen Nervennetz des Basalganglions. Von diesem allgemeinen Verhalten der kurzen Fortsätze machen nur die Verbindungsfortsätze eine Ausnahme, indem sie je zwei Zellen unter einander verbinden (Fig. 70; Fig. 69 *e*). Solche Anastomosen sind hier recht häufig und lassen sich an Tinktionspräparaten deutlich beobachten.

Die Ganglienzellen reichen bis fast an das Ependym heran und liegen ihm unmittelbar an. So sehe ich es an der Anwachsung des Hirndaches entlang der lateralen Seite und so an der medialen Seite. Überall ist das Ependym niedrig. Ganz eigenartig ist das Verhalten an der dorsalen Seite der Basalganglien. Hier fehlt das

kleinzellige Ependym, dessen Kerne sich viel intensiver als jene der Ganglienzellen mit Karmin färben, und ihre Stelle wird durch eine einreihige Zellenlage eingenommen (Fig. 69 *a*), deren Elemente in jeder Beziehung den ihnen fest anliegenden Ganglienzellen gleichen. Sie besitzen mit diesen den großen hellen Zellkern mit dem kleinen Kernkörperchen etc. gemein. Diese Zellschicht wird durch eine äußerst zarte, scheinbar cuticulare Membran überzogen. Es hat sich hier also entweder die gesammte Ependymlage in Ganglienzellen umgewandelt, und die Begrenzung besorgt nach der Hirnhöhle zu jenes Häutchen, oder aber die Ependymzellen ähneln zum Verwechseln den Ganglienzellen. An eine dritte Möglichkeit, dass nämlich die zarte Membran eine umgewandelte Ependymschicht wäre, oder doch eine ähnlich abgeplattete, wie unter dem Nucleus corticalis der Selachier, konnte freilich auch gedacht werden. Sehr auffallen muss es auch, dass die corticale Lage der Basalschicht, so viel ich erkennen konnte, neuroglialeer, jedenfalls sehr neurogliaarm ist, was um so bemerkenswerther ist, als ja der Kerntheil und der ventrale Theil der Ganglien Neurogliagewebe enthält. Es hängt dies möglicherweise mit dem eventuellen Mangel oder Umbildung einer Ependymlage zusammen und trägt auch an der geringeren Tinktionsfähigkeit des Intercellulargewebes in der corticalen Lage die Schuld.

Die starken, von dem inneren zugespitzten Ende der meisten Ganglienzellen abgehenden Fortsätze legen sich innerhalb der Basalganglien zu kleinen Bündelchen zusammen (Figg. 57 *A*; 69, 70), die dann, ventral- oder caudalwärts ziehend, sich zu größeren Bündeln vereinigen (Figg. 17, 64 *st*; 69, 70) und so entweder in die Commissura interlobularis oder in die lateral von dieser dahinziehenden Längsbündel gelangen. Es ziehen ferner solche Fortsätze durch die Commissura interlobularis in das anderseitige Basalganglion und verästeln sich dort in dem centralen Nervennetz zwischen den Ganglienzellen (Fig. 57 *A*, mit roth); dies geschieht in jeder Höhe der Ganglien, eben so wie ja auch in jeder Höhe Wurzelfasern sich zu Bündeln sammeln. Freilich sind nicht alle diese, in das Netz sich auflösenden Fasern gleicher Herkunft und gelangen solche, wie wir noch sehen werden, auch aus ferneren Gegenden (aus dem Vereinsgebiet des Zwischenhirns, aus der Pars infundibularis etc.) in die Basalganglien.

Es ist somit die Vertheilung der Ganglienzellen in den Basalganglien der Forelle mit den wenigen genannten Ausnahmen eine

recht gleichmäßige, was um so bemerkenswerther ist, als bei vielen anderen, jedenfalls phyletisch jüngeren Teleostiern diese gleichmäßige Vertheilung sich nicht mehr vorfindet. Auch sollen nach Bellonci (7) bezüglich der Größe der Zellen größere Differenzen obwalten, und er unterscheidet kleine peripher gelegene, größere und kleinere multipolare Zellen in dem Kerntheil. All dies sind aber Differenzirungen, die in geringem Grade auch bei der Forelle vorkommen, aber gerade die größten Zellen bei ihr finden sich in der hellen corticalen Lage vor.

Es möge nun der Faserverlauf im und aus dem Vorderhirn hier besprochen werden. Gleich Edinger sehe auch ich jederseits den Tractus bulbo-striatus (Fig. 64 *t.bs*) aus dem Bulbus olfactorius in basaler Lage ventralwärts ziehen und, hinter der Gegend der Commissura interlobularis allmählich in dünnere Bündel zerfallend, enden. So einfach ist der Verlauf dieses Bündels aber doch nicht, wie es sich auf dem sagittalen Schnitte zeigt, denn es ist eigentlich nur zu Anfang an der Stelle einheitlich, wo der Bulbus an das Vorderhirn stößt. Es sammeln sich hier die Fasern des Tractus aus dem ganzen Bulbus zu einem ventral gelegenen kompakten Bündel (Figg. 29, 64 *tbs*), doch fährt schon etwas weiter caudalwärts das Bündel aus einander und man kann dann von einer medianen (Fig. 29 *tbs'*) sehr gut eine diffusere laterale Portion (*tbs''*) unterscheiden. Erstere ist die gekreuzte, letztere die ungekreuzte Portion des Tractus. Es ziehen aber auch zwischen den beiden Portionen noch diffus gruppirte Bündelchen hin, die theils der inneren, theils der äußeren Portion angehören und die Trennung der beiden Portionen nicht streng durchführen lassen.

Die gekreuzte Portion zieht bis zur Commissura interlobularis und begiebt sich in diese. Die Fasern beider Portionen sind lange Netzfortsätze der Ganglienzellen aus dem Bulbus olfactorius. Bei Forellen-Embryonen konnte ich solche Zellen in ihrem ganzen Verhalten vielfach mit der Golgi'schen Methode darstellen. Gelangen solche Fortsätze, die auch schon in der gleichseitigen Vorderhirnhälfte Ästchen abgeben können, in die Kommissur, so begeben sie sich durch dieselbe, entweder nach ihrem Austritt aus der Kommissur etwas caudalwärts gewendet, in die hintere Hälfte der Area olfactoria (Fig. 28, 2) und verästeln sich in dem Nervennetz, oder aber sie biegen nach dem Austritt etwas rostralwärts und gelangen so in die vordere Hälfte der Area (Fig. 29, *1*). Aus der ungekreuzten Portion (Figg. 28, 29 *tbs''*) gelangen solche Netzfortsätze der Bulbuszellen,

von unten nach caudalwärts und laterodorsal ziehend, in jeden Theil der Area und sind somit von verschiedener Länge (Figg. 68, 28, *3*). Bei Forellenlarven bis zu acht Wochen habe ich Fortsätze von Ganglienzellen aus der Area mehrere Male geschwärzt, die mit dem gleichseitigen Bündel des Vorderhirns nach caudalwärts in das Zwischenhirn gelangen und hier, vorn den gleichseitigen Nucleus rotundus durchsetzend (Figg. 33, 34 schwarz), im Vereinsgebiet (*vg'*) sich verästeln. Solche Fasern habe ich auch in das Halbschema (Fig. 57, *9*, *10*) eingetragen. Auf diese Weise würde dann eine Riechepithelzelle durch die Vermittelung zweier Ganglienzellen (Neuronen, Aut.) mit dem Vereinsgebiet, diesem wichtigen Zwischenhirntheil, in Zusammenhang stehen. Es gelangen aber solche langen Ganglienzellfortsätze auch aus jedem Theil des Basalganglions in das gleichseitige Vereinsgebiet, und es giebt auch solche Ganglienzellfortsätze gleicher Art, die in dem hinteren Abschnitt der Commissura postoptica, der Commissura postoptica inferior sich kreuzend, auf die Weise wie die ungekreuzten Fasern in das Vereinsgebiet gelangen und sich dort verästeln (*7*, *8*). Ferner gelangen vice versa auch lange Netzfortsätze aus den großen Zellen des Vereinsganglions ganz auf demselben Wege wie die eben beschriebenen Fasern, also auf gleiche Weise wie diese in der Commissura postoptica inferior sich kreuzend (*5*, *6*), in die Basalganglien des Vorderhirns und verästeln sich dort.

Die vordere Portion — streng ist die Scheidung aber nicht durchführbar — der Commissura interlobularis wird somit von Kreuzungsfasern des Tractus bulbo-striatus gebildet, wie wir dies schon von Edinger wissen, und nur die hintere Portion gehört den Basalganglien an. Diese wird durch Kreuzungsfasern von Ganglienzellen aus jedem dieser Ganglien gebildet (Figg. 68; 57 blau), die, dann in das anderseitige Ganglion angelangt, sich dort verästeln und auf diese Weise den Zusammenhang zwischen den beiden Basalganglien herstellen.

Schon bei der Besprechung des Zwischenhirns habe ich mitgetheilt, dass manche Ganglienzellen aus der Vorderhirnportion des Thalamustheiles lange Netzfortsätze entsenden, die sich dann in verschiedenen Gegenden des Thalamustheiles im Zwischenhirn verästeln (Fig. 29 links). Aus der nächsten Nähe des Thalamustheiles gelang es mir auch, solche Zellfortsätze zu beobachten, welche, die hintere Portion der Commissura interlobularis kreuzend, in den hintersten Thalamustheil des Zwischenhirns auf dieselbe Weise ihr Ende fanden (Fig. 57, *11*, *12*). Ob auch ungekreuzt von dort Ganglien-

zellenfortsätze nach vorn ziehen, vermochte ich nicht festzustellen. Wenn solche Fortsätze auch aus den übrigen Theilen des Basalhirns auf die angegebene Weise in den Thalamustheil des Zwischenhirns gelangen sollten, so wäre ein Tractus strio-thalamicus im Edinger-schen Sinne gegeben, nur würde dieses Bündel nicht, wie Edinger in seinem Schema zeichnet, lateralwärts, sondern medianwärts im Bündel des Vorderhirns liegen. Das Vorderhirnbündel besteht nämlich aus einem lateralen und einem medianen Abschnitt (Fig. 68 *ab*, *ib*), und nur der mediane führt jene Thalamusfasern. Dieses innere Bündel (Fig. 28 *ib*) löst sich im Thalamustheil des Zwischenhirns auf und nur das basale Bündel (Fig. 29 *ib*) gelangt weiter caudalwärts. Es ist vom anderen Bündel nicht überall so streng geschieden, und theilweise liegt es auch ventral von jenem. In der Gegend der Opticuswurzel aus den Haubenganglien verläuft das innere Bündel (Fig. 73 *β*) im Zwischenhirn dorsomedial, und das äußere Bündel liegt lateroventral. Letzteres zerfällt in einen oberen kompakten (*bvhb*) und einen ventralen diffusen Theil (*bvhb'*). Der ventrale Theil des Basalbündels geht in der Commissura postoptica die bereits erörterte Kreuzung ein (Figg. 26, 34 *cvg*). Die dorsale Portion, immer diffuser werdend und so an Umfang gewinnend, zieht dann unter dem Thalamustheil, medianst gelegen (Figg. 25, 24, 23, 22, 64, 66 *hvhb*), im Zwischenhirn caudalwärts und findet ihr Ende in der uns schon bekannten Weise im Vereinsgebiet, zum kleineren Theil im Infundibulum.

Ich habe bei Gelegenheit der Erörterung der dorsoventralen Zwischenhirnbahn erwähnt, dass ein vorderes Bündel aus dieser Bahn (Fig. 61 *dvb*) sich nach rostralwärts biegt und an der Commissura postoptica (*c.po*) anlangt, ohne sicher anzugeben, was das weitere Schicksal dieses Bündeltheiles sei. Eine Kreuzung dieses Bündelpaares findet wohl hier statt, doch was weiter dann mit den gekreuzten Schenkeln desselben geschieht, vermochte ich nicht festzustellen. Wahrscheinlich liegt hier eine gekreuzte Verbindung mit dem seitlichsten Zwischenhirntheil und vielleicht auch des Nucleus corticalis tecti optici mit dem Vorderhirne vor.

Fassen wir nun das über die Vorderhirnfaserung Gesagte mit Ausschluss der Olfactoriusverhältnisse zusammen, so ist das Hauptresultat, dass aus dem Vorderhirn eben so wenig Faserbündel in das metamere Hirn gerathen als umgekehrt. Dass ferner das Basalbündel aus den jederseitigen Vorderhirn aus je zwei Theilen besteht, aus einem Thalamustheil und einem caudalen Theil, der wieder

in eine gekreuzte und eine ungekreuzte Portion zerfällt. Vergleichen wir nun dieses letzte Verhalten mit den Einrichtungen von Scyllium, einer Form, bei der sich eine nervöse Hirnrinde vorfindet. Es giebt bei dem Hai ein gut distinguirtes Mantelbündel und ein eben so gut umschriebenes Basalbündel, das aus den Basalganglien des Vorderhirns kommt. Das Mantelbündel zerfällt hinter der Commissura postoptica in zwei Bündeltheile, von denen das innere eine Kreuzung eingeht. Da nun aber an dem gemeinsamen Bündel der Forelle auch eine solche Partie ermittelt wurde, die in der Commissura postoptica kreuzt, so folgt daraus, dass in dem gemeinsamen Bündel der Knochenfische auch eine solche Portion mitenthalten ist, die bei den Ichthyopsiden mit Hirnrinde aus dieser stammt, oder mit anderen Worten, dass dieser nervöse Theil der Hirnrinde noch in den Basalganglien der Knochenfische mitenthalten sein muss. Es sind die Basalganglien des Vorderhirns der Teleostier nicht ursprüngliche primäre Gebilde, die ohne Weiteres als Ausgang für den Vergleich mit Amphibien und den zwei Abtheilungen der Amnioten dienen könnten, sondern sie sind in so fern Gebilde eigener Art, als sie auch primärste Rindencentren in sich fassen. Primäre Ichthyopsiden, von denen die Knochenfische abstammen, die aber nicht mehr recent sind, müssen aber die primäre Rinde, wie sie möglicherweise die primärsten Haie besessen, auch gehabt haben, denn wie Studnicka gezeigt hat, kommt eine solche Hirnrinde auch den Petromyzonten zu, die dieselbe gewiss nicht erworben, sondern ererbt haben. Hierfür spricht denn auch die Ontogenie, denn die Vorderhirne der Selachier legen sich als hohle Blasen an, deren dorsaler Theil zum nervösen Mantel differenzirt. Darum ist es denn auch nicht richtig, wenn man in den Basalganglien der Knochenfische ohne Weiteres nach solchen Differenzirungen sucht, die erst bei höheren Formen sich herausdifferenzirten, und es ist darum verfehlt, wenn Edinger die lateroventrale Ganglienmasse bei Cyprinoiden in einen Nucleus thaeniae und in eine Area olfactoria theilt, die beide zusammen unsere phyletisch alte Area olfactoria bilden. Denn so lange nicht der Nachweis dafür erbracht sein wird, dass dieser Abschnitt sich wirklich in zwei Abschnitte theilt, möchte ich Edinger's Eintheilung nicht folgen und auch dann erst nur mit Reserve, denn es muss daran erinnert werden, dass bei den Salmoniden, die doch älter als Cyprinoiden sind, jene Differenzirung nicht besteht, und sollte sie sich bei jüngeren Vertretern der Knochenfische einstellen, so muss doch nicht vergessen werden, dass eine solche

Differenzirung, entsprechend der Abzweigung der Gruppe, an die Verhältnisse höherer Formen nur mit Berücksichtigung des gesammten Verhaltens anzuknüpfen hat.

IV.

Die muthmafsliche Phylogenie des Vertebratenhirns und seine mit der Ausbildung des Craniums erfolgte Differenzirung.

Zur Ableitung des Centralnervensystems der Vertebraten von niederen Zuständen giebt es zwei Wege, doch wird jedes Mal ein Stammhirn homolog einem Paar oberen Schlundganglien der Helminthen vorausgesetzt; von da an aber gehen die beiden Wege aus einander. Haeckel (47, pag. 105—110) nimmt neuerdings bei seiner Ableitung die Tunicaten zur Hilfe. Seine Hypothese »stützt sich darauf, dass das Nervencentrum der Mantelthiere ontogenetisch in derselben typischen Weise entsteht wie dasjenige der Wirbelthiere, und dass das erstere andererseits nach Lage und Beziehung dem Scheitelhirn der Wurmthiere homolog erscheint«. Das Scheitelhirn, auch Oberschlundknoten oder nach Haeckel auch Urhirn (Ganglion cerebrale), stellt eine uralte Einrichtung dar, die »alle dipleuren Metazoen von der gemeinsamen Stammgruppe der Helminthen, und diese von der älteren Gruppe der Platoden geerbt haben«. Das »Urhirn« gestaltet sich schon bei den Vorfahren der Chordonier »zu einem hohlen, vorn Anfangs noch offenen ‚Medullarbläschen'«. Dieses Medullarbläschen verlängert sich zum Medullarrohr der Chordonier, und somit ist dies letztere ein sekundäres Gebilde. Das Gehirn (Encephalon) liegt im Cranium und erweitert sich schon sehr frühzeitig zu einer Blase, welche dann später in drei primäre und nachher in fünf sekundäre Hirnblasen sich gliedert; es sind dies die bekannten embryonalen Hirnblasen. Dem gegenüber bleibt das Rückenmark stets gleichartig. Ursprünglich ist somit das »Gehirn« der Tunicaten, »aus dessem hinteren Theil erst später das phyletisch jüngere Rückenmark entstanden ist«. Gemeinsam ist dem Centralrohr des Amphioxus und der Hirnblase der Tunicaten der embryonale Neuroporus und der embryonale Canalis neurentericus, auch »zerfällt das blasenförmige Gehirn der Copelaten und Ascidienlarven durch drei transversale Einschnürungen in drei Abschnitte«, entsprechend den drei primären Hirnblasen der Vertebraten. Aus dem primären Medullarrohr der Copelaten entwickelt sich dann durch Auswachsen und stärkere Ausbildung das

Rückenmark der Vertebraten. Es stellt also Haeckel einen Chordonierahnen den Vertebraten voraus, der einem Copelaten oder einer Ascidienlarve gleich kam.

In dieser Auffassung der Phylogenie des Vertebraten-Centralnervensystems kann ich dem großen Biologen nicht folgen; die Gründe, die mich dazu bewegen, sind folgende. Das centrale Nervensystem der Copelaten und Ascidienlarven zeigt vielfache Reduktionen und eigenartige Umbildungen und kann darum bloß als ein Organsystem betrachtet werden, das sich bloß im Princip noch dem Centralnervensystem der Vertebraten anreiht. Es giebt an ihm einen Hirn- und einen Rückenmarkstheil, doch ist letzterer hochgradig reducirt und ersterer bei dem adulten Thier als Vertebratenhirn kaum mehr zu erkennen, denn es besitzt eigenartige Sinnesorgane, die tief modificirend in seine Umbildung eingreifen. Es erinnert der embryonale Zustand des Tunicaten-Centralnervensystems noch ganz an jenes der Vertebraten, so ist ein Neuroporus vorhanden und ein Canalis neurentericus erhielt sich auch. Ob freilich die Einschnürungen der Hirnblase mit jener der Vertebraten gleich zu stellen sind, ist höchst fraglich, doch wäre die primäre Zweigliederung der Gehirnblase wohl zu erwarten. Mit all dem ist meiner Ansicht nach bloß begründet, dass das Centralnervensystem der Tunicaten einstens mit jenem des Chordoniers, der auch als Vertebratenahn diente, völlig übereinstimmte. Darum ist es auch nicht annehmbar, dass das Rückenmark, welches jenem Ahnen schon zukam, durch Auswachsen des Copelatenrückenmarkes entstanden sei. Gegen eine Auswachsung sprechen aber auch noch andere Thatsachen. Wir sehen überall bei den Metazoen, dass ein Centralnervensystem, wie schon der Name besagt, auf eine Koncentration ursprünglich peripherer, diffuser Theile zurückzuführen ist; so entstand der Nervenring der Meduse aus einem diffusen Netz des Polypen, und so entstanden die nervösen Stränge der Turbellarien und der alten Mollusken. Wir sehen aber auch am Centralnervensystem der Vertebraten, dass ein Einbezogenwerden von peripheren Theilen noch stattfindet, denn die sogenannten Spinalganglien der Gehirnnerven wandern allmählich intercranial, wofür auch die vorliegende Abhandlung Belege bietet. Ein Auswachsen bedeutet aber eine Art Dekoncentration. Auch noch zwei andere Umstände sprechen gegen eine Auswachsungstheorie. Der Bau des Rückenmarkes ist typisch derselbe wie der des metameren Hirns, letzteres lässt sich aus ersterem ableiten, jenes ist aber das primäre. Ferner sehen wir, dass noch beständig ein Aufge-

nommenwerden von Rückenmarkstheilen in das metamere Hirn stattfindet, und findet das Princip der Koncentration und Verkürzung des Rückenmarkes noch immer Geltung, was sich mit einer Auswachsungstheorie schlecht in Einklang bringen lässt, und es ist darum auch nicht anzunehmen, dass das postchordale Hirn im »Urhirn« der Chordonier mitenthalten gewesen wäre, wie dies durch eine Annahme der Fünfgliederung dessen der Copelaten zugestanden wird.

Ich halte also an der alten Annahme fest, dass das Rückenmark bis zum »Urhirn«, also bis zum vorderen Chordaende, von den Achordoniaten her durch Dorsalwärtsrücken lateraler Nervenmarksstränge im Gegensatz der Ausbildung des Bauchmarkes entstanden ist. Mit HAECKEL stimme ich darin überein, dass das prächordale Hirn der Chordonier aber bloß in seiner ersten Anlage von einem Paar oberen Schlundganglien der Helminthen abzuleiten ist. Es bliebe darum hier zu untersuchen, in wie weit solche Theile im prächordalen Hirn der Fische nachweislich sind.

Wie wir sehen, ist selbst an dem primitivsten prächordalen Hirn, wie sie alle Selachier und Petromyzonten (53, 54, 55) besitzen, wohl zu unterscheiden zwischen einem ursprünglichen und einem neu hinzugekommenen Bestandtheil. Aus dem Vorhirn gehen erst verhältnismäßig im späteren embryonalen Leben die paarigen Vorderhirnblasen hervor, und darum sind letztere als jüngerer Bestandtheil des prächordalen Hirns bei der Verfolgung obiger Frage ganz wegzulassen. Es kommt dann nur das, auch bei dem Amphioxus noch im Jugendstadium gut erhaltene, doch durch Wegfall der Wirbelthieraugen etc. modificirte Vorhirn von v. KUPFFER's in Betracht, und nur dies dürfte dann im HAECKEL'schen Sinne mit einem Urhirn der gemeinsamen Chordonierahnen gelten, nur jener Zustand, wo die Hirnröhre durch die bekannte Einschnürung in ein Vorhirn und ein Nachhirn gegliedert erscheint. Das Vorhirn ist dann ganz einheitlich[1] bis auf die Hauben-

[1] Alle Gliederungen am Vorhirndach, wie solche vielfach u. A. von v. KUPFFER bei Acipenser und von mir bei Teleostiern beschrieben wurden, können nicht als Ausdruck einer Segmentation betrachtet werden, da ja das Vorhirn eben so etwas ausschließt, und lassen sich auf einfache Faltungserscheinungen sekundärster Art (sie gleichen sich zumeist später aus) zurückführen. Anders verhält es sich mit der sogenannten Segmentation des metameren Hirnbodens, dort könnten die vielfach beschriebenen zeitweiligen Einkerbungen aber als ein Ausdruck cänogenetischer Segmentation gelten, doch fehlt zur Zeit dafür der Nachweis gänzlich.

ganglien, die sehr zeitig schon mit der Anlage der Epiphyse als laterale Verdickungen erscheinen (Mustelus).

Nach der Ontogenie setzt dieses Stadium das Vorhandensein der Augenblasen der Wirbelthieraugen unbedingt voraus. Ein solches Hirn wie das Vorderhirnstadium kann aber noch nicht an denjenigen Zustand anschließen, der sich an die achordonaten Ahnen anreihen ließe, denn es ist bereits eine mediane Verwachsung eingetreten und die Höhlung der Hirnblase ist vorhanden; wir müssen also weiter nach früheren Zuständen suchen. Diese gelangen aber in der Ontogenie der recenten Chordaten nirgends mehr zum Ausdruck, und darum müssen wir unsere Zuflucht zu anatomischen Verhältnissen nehmen. Es fragt sich also, was wäre hier am Vorhirn als primär und was als sekundär zu betrachten?

Es wird unser Blick unwillkürlich auf ein Ganglienpaar geleitet, das mehr Beziehungen zu anderen Hirntheilen aufweist wie ein sonstiger Theil des Zwischenhirns überhaupt. Ich meine die paarigen Haubenganglien (Ganglia habenulae). Schon Edinger, ohne auf gleiche Gedanken zu kommen, machte die richtige Bemerkung, dass in den Haubenganglien alte Bestandtheile des Hirns vorliegen, was er daraus schloss, dass diese Ganglien sehr verschiedene Verbindungen besitzen, zu diesen ist aber nun auch noch eine Ursprungswurzel zum Opticus gekommen, was die Auffassung von dem großen Alter dieser Ganglien nur noch stützt. Die Haubenganglien setzen sich durch den Tractus olfactorio-habenularis mit der Area olfactoria, durch die Tractus retroflexi vermittels des Interpedunculargangliens mit dem metameren Hirn, dann mit dem Vereinsgebiet des ventralen Zwischenhirns und mit dem Tectum opticum in Verbindung, und endlich dienen sie noch durch eine schwache Wurzel auch dem Opticus zum Ursprung. Einen solchen vielseitigen Zusammenhang mit allen Hirntheilen weist kein anderes Gebiet des Vorhirns auf. Dies einerseits, andererseits aber auch ihre ursprünglich durchaus bilateral-symmetrische Lage, die Paarigkeit, und selbst ihr Bau, erinnert auffallend an die koncentrirten Schlundganglien; sie sind auch gleich jenen durch eine dorsale Kommissur zusammengehalten. Gewiss sind sie aber nicht ausschließlich als die Abkömmlinge dieser Schlundganglien anzusehen, und noch ein Theil des Vorhirns wird dazu zu rechnen sein, denn wir sehen, dass der Funiculus retroflexus auch eine Ursprungsportion aus dem posthabenularen Thalamustheil erhält. Aber auch aus anderen Gründen muss das ganze posthabenulare Zwischenhirn zu den

oberen Schlundganglien gezählt werden, wobei gleich hinzuzufügen wäre, dass in der heutigen Form es eine weitgehende, durch rostrale Entwicklung bedingte Differenzirung eingegangen hat. Das Vereinsgebiet als solches ist wohl der älteste Theil von dem ventralen Zwischenhirn, das gewiss von den achordalen Ahnen ererbt wurde; alles Übrige ist sekundär weitergebildet zu betrachten. Das Vereinsgebiet stellte die Verbindung zwischen dem dorsalen Ganglientheil und den Markströngen bei den chordalosen Ahnen her, und auf diese Weise gelangt es auch heute zur Geltung. Die Lobi inferiores sind als solche sekundär erfolgte Weiterbildungen[1].

Eine weitere Stütze für die Ursprünglichkeit der Habenulargegend gewährt auch das Verhalten des Parietalorgans. Was das Gebilde heute ist und welcher Funktion es obliegt, bleibt hier außer Betracht, uns interessirt es nur, dass es ein ursprünglich paariges Sinnesorgan war und gewiss von den achordonaten Ahnen herrührt. Letzte Ansicht dürfte kaum auf Widerspruch stoßen. Die Paarigkeit des Organs wies für Petromyzon Owsjannikow[2] (68) nach. Das eine Auge liegt hier unter dem anderen und ist kleiner. Die beiden Nerven aber verschmelzen unter einander, so dass an der Anheftungsstelle an das Zwischenhirn nur ein unpaarer Strang vorhanden ist. Neulich hat dann F. Braem (10) gefunden, dass bei der Froschlarve der unpaare Nerv sich in die Anlage der Commissura posterior begiebt und sich hier auch bei dem Frosche erhält. Daraufhin habe ich diese wenigen Nervenfasern bei Rana agilis verfolgt und jederseits, nach der Theilung des Bündels in zwei Wurzelhälften, diese an den der Kommissur medioventral anliegenden Thalamustheil gelangen gesehen. Es entspringt also das Nervenpaar aus dem posthabenularen Zwischenhirn.

---

[1] Die Funiculi retroflexi sind zwar keinen Cerebropedalkommissuren eines Wirbellosen gleichzustellen, da es zu einer solchen bei den vermalen Ahnen nicht kommen konnte, doch aus ihnen entstanden dann diese.

[2] Owsjannikow vertritt freilich die irrthümliche Auffassung, dieses untere Auge sei aus dem oberen hervorgegangen, wofür er aber nichts anzuführen vermag, denn im Gegentheil spricht auch das rein Thatsächliche gegen eine solche Auffassung. Das Paarigsein dieser Augen war das Primäre, das Unpaarsein ist das Sekundäre. Ob letzteres durch Verschmelzung beider Augen oder durch Rückbildung des unteren Auges vorging, bleibt zu beweisen. Die beiden Scheitelaugen oder das Scheitelauge wird wohl von der Epiphysendrüse zu unterscheiden sein, der der Nerv nur aufliegt. Wo die Sinnesorgane sich rückbilden, tritt dann die Drüse mächtiger auf (Teleostier, Chelonier). Eine solche Gehirndrüse wird auch die Selenka'sche Paraphyse gewesen sein, die aber schon vorhabenularen Regionen angehört.

Außer diesen Theilen hat aber dem oberen Schlundganglion noch ein rostrales nervös-diffuses Gebiet angehört, das bei den Nemertinen der sogenannte Kopfnerv des oberen Schlundganglions innervirt und bei den Anneliden, speciell den Chaetopoden, entsprechend der Ausbildung des Tentakels, den aus dem Tentakelganglion entspringenden Nerv versorgt. Bei Amphioxus wäre dieser Nerv im ersten Nerven oder in dem sogenannten Olfactorius gegeben. Es würde dieser Nerv dann mit dem Tractus olfactorio-habenularis im Vorhirn der Cranioten zu vergleichen sein, der primär zu peripheren Theilen gelangte und sich dort mit Ganglienzellen in Konnex setzte, die ihrerseits wieder mit den Vorläufern der Ganglienzellen des Lobus olfactorius und diese indirekt mit den Elementen der Epidermis in Verbindung stehen. Durch das Einbezogenwerden dieses Riechgebietes in das spätere Vorhirn gab dann die koncentrirte Area olfactoria den ersten Anstoß zur weiteren Ausbildung des Vorhirns. Auch hierin hat Edinger in seinen grundlegenden Studien über das Vorhirn der Reptilien die Basis zu weiteren Spekulationen gelegt. Es haben sich, wie er sagt, dem einfachen Riechcentrum andere Centren angelegt[1] (18, pag. 386). Das noch diffuse Riechcentrum mag zur Zeit des Vorderhirnstadiums vielleicht amphioxusartig, doch nicht einbezogen in das Vorhirn gewesen sein. Es ist somit zu untersuchen, was die Veranlassung zur Bildung eines prohabenularen Gebietes am Vorhirn gewesen sei.

Das Gebiet des Vorhirns, wie wir es von der Forelle her wissen, geht mit jenem des ganzen Thalamusgebietes zusammen. Dieses dient zum Ursprung des vordersten Nerven-Wurzeltheiles des im Vorhirnstadium der Ontogenie noch vorhanden gewesenen Wirbelthieraugenpaares, über dessen phyletische Entstehung ich mich bereits weiter oben geäußert habe. Es ist also anzunehmen, dass es das Wirbelthieraugenpaar war, das die Veranlassung zu wichtigen Weiterbildungen im gesammten Gehirn bot, und zwar zu einer Differenzirung im prächordalen Hirn, zum vorderen Vorhirntheil und im metameren Hirn zur Abgliederung des Tectum opticum.

Fassen wir nun diese theoretische Erörterung zusammen, so ist die Phylogenie des Wirbelthierhirns folgende. Die Urform der Chordaten (der Helminthe) besaß als centrales Nervensystem ein Paar obere Schlundganglien und laterale Ner-

[1] Auch J. Steiner nimmt an, dass der Grund zur ersten Differenzirung des Vorderhirns das Geruchsorgan gewesen sei.

venmarkstränge, wie sich ja ähnliche Zustände vielfach noch erhalten haben. Die beiden Nervenmarkstränge rückten dorsalwärts zusammen und verwuchsen zu einem einheitlichen Rückenmark; ihre einstige Trennung blieb bloß im Centralkanal erhalten, der sich, entsprechend seines Ausganges, bis zu dem »Urhirn« fortsetzt[1]; die ventralen Theile des Urhirns verwuchsen gleichfalls mit einander, wodurch eine gleiche Höhlenbildung entstand. Diese beiden Höhlungen kommuniciren folgerichtig unter einander. Nach diesem Zustand nehme ich mit Gegenbaur an, dass ein gleichmäßiges Verhalten der Nerven (meiner Ansicht nach aus dem vorderen Theil der verwachsenen Nervenmarkstämme entstandenen) des metameren Hirns, der metameren Kopfnerven und der Rückenmarks- oder Spinalnerven bestand, und von nun an erfolgte nach beiden Richtungen hin die Differenzirung dieser Nerven.

An dem prächordalen Hirn (eine Chorda ist bereits aufgetreten) erfolgt nun durch die Ausbildung des Wirbelthieraugenpaares die Differenzirung eines Vorhirns, und es gab durch spätere Koncentration der Geruchssphäre diese den ersten Anstoß zur Vorderhirnbildung.

Ich hätte hier nur noch zum Schlusse einen wichtigen Punkt, das metamere Hirn betreffend, zu besprechen. Haben sich nämlich seitliche Nervenmarkstränge mit einander zu einem Rückenmark beziehentlich metameren Hirn geeinigt, so muss auch in dem Bau des Rückenmarks sich dies noch wiederspiegeln. Wie darauf schon hingewiesen wurde, sind in den Nervenmarksträngen die verschiedenen, doch von einander nicht scharf differenzirten, über einander gelegenen Kernzonen vorhanden, die je einem Nerven zum Ursprung dienen. So finden wir es bei den rhipidoglossen Vorderkiemer-Schnecken, bei denen noch die Nervenmarkstränge in ursprünglicher Form erhalten sind (44). Diese drei Kernzonen kehren auch, wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, in jeder Rückenmarkshälfte und eben so im ganzen metameren Hirn wieder. Die zwei unteren Zonen sind bei den Vertebraten die motorischen und zeigen eine große Neigung zur völligen Einigung. In diesem Sinne müssen auch die embryonalen lateralen Platten

[1] Störend tritt bei dieser Ableitung das Ependym entgegen, doch muss angenommen werden, dass dieses auch von der äußersten neuroglialen Umhüllung einer bildungsfähigen ektodermalen Lage herrührt.

des Rückenmarks beurtheilt werden, die Burckhardt (13) mit Geschick zur Erklärung des Hirnbaues verwerthet hat. Die Flügelplatte entspricht jederseits dem dorsalen (sensorischen) Kerngebiet, die Grundplatte aber der Summe der mittleren und ventralen Kerngebiete. Im metameren Hirne der Fische sind die motorischen Kerngebiete überall unverändert (bloß modificirt) erhalten, das dorsale Gebiet gestaltet sich aber zum Kleinhirn und zum Tectum opticum, die ja beide aus bilateral-symmetrischen Hälften entstanden sind.

Litteraturverzeichnis.

1) Fr. Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXIX. 1883.
2) E. Ph. Allis, The Cranial Muscles and Cranial and first Spinal Nerves in Amia Calva. Journal of Morphol. (Boston U. S. A.). Vol. XII. 1897.
3) F. M. Balfour, On the development of spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Philos. Transact. of Royal Society. London 1885.
4) —— A Monograph of the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
5) J. Beard, The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsidae. Quart. Journal of micr. Sc. 1885.
6) J. Bellonci, Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVII. 1888.
7) —— Ricerche intorno all' intima tessitura del cervello dei Teleostei. Reale Acad. dei Lincei. 1879.
8) J. E. V. Boas, Über Neotenie. Festschrift für Gegenbaur. Bd. II. 1896.
9) F. H. Bidder und Volkmann, Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems. Leipzig 1842.
10) F. Braem, Epiphysis und Hypophysis von Rana. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXIII. 1898.
11) R. Burckhardt, Untersuchungen an dem Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. 1891.
12) —— Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Berlin 1892.
13) —— Der Bauplan des Wirbelthiergehirns. Morphol. Arbeiten. Bd. IV. 1894.
14) A. Dohrn, Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf-Problems. Anatom. Anzeiger. 1890.
15) A. S. Dogiel, Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLVI. 1895.
16) L. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Vorderhirn. Abhandlungen der Senckenberg'schen naturforschenden Gesellschaft. Bd. XV. 1888.
17) —— II. Das Zwischenhirn. Ebenda. Bd. XVIII.
18) —— III. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Ebenda. Bd. XIX. 1896.

19) L. Edinger, orlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Fünfte stark vermehrte Aufl. Leipzig 1896.

20) M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III. 1897.

21) R. Fusari, Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. IV.

22) —— La terminazione centr. d. nervo ottico n. teleostei. Riv. di patol. nerv. et ment. I. 1896. Citirt nach Edinger's Referat.

23) Fulliquet, Recherches sur les cerveau de Protopterus annectens. Recueil zool. suisse. Tom. III. 1886.

24) G. Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

25) —— Das Gehirn und Rückenmark des Gymnotus electricus. in: C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, nach seinem Tode bearbeitet von du Bois-Reymond. Leipzig 1881.

26) S. Freud, Über den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. III. Abth. Bd. LXXX. 1877.

27) A. Froriep, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlage in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1882.

28) —— Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Ebenda 1885.

29) A. Dohrn, Studien 15. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.

30) C. Gegenbaur, Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. VI. 1871.

31) —— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 3. Leipzig 1872.

32) —— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.

33) A. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

34) N. Goronowitsch, Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1887.

35) —— Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota vulgaris. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III. 1897.

36) A. van Gehuchten, Contribution à l'étude du systeme nerveux des téléostiens. La Cellule. Tom. X. 1895.

37) C. M. Gotsche, Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Archiv für anatom. Physiologie und wiss. Medicin. 1835.

38) A. v. Haller, Opp. minora. Tom. III.

39) B. Haller, Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschri t für Gegenbaur. Bd. III. 1897.

40) —— Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.

41) B. Haller, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV. 1896.

42) —— Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Ebenda. Bd. XVII. 1890.

43) —— Bemerkungen zu Prof. van Gehuchten's Kritik meiner Arbeit »Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier«. Zoolog. Anzeiger. Bd. XIX. 1896.

44) —— Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Theil. Morphol. Jahrbuch. Bd. XI. 1885.

45) —— Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VIII. 1889.

46) W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1887.

47) E. Haeckel, Systematische Phylogenie. Bd. III. Wirbelthiere. Berlin 1895.

48) C. Golgi, Sulla fina anatom. degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886.

49) C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anzeiger. Bd. IX. 1894.

50) W. H. Jackson und W. B. Clarke, The brain and cranial Nerves of Echinorhinus spinosus. Journal of Anat. and Phys. Vol. X. 1876.

51) Karl Krause, Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahn des Goldkarpfens. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LI. 1898.

52) C. von Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. I. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio. München und Leipzig 1893.

53) —— Dasselbe. II. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894.

54) —— Dasselbe. III. Die Entwicklung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. 1895.

55) —— Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. Jahrg. 1894.

56) M. v. Lenhossék, Über Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anatom. Anzeiger. 1890.

57) —— Das Rückenmark der Rochen. Wiesbaden 1894.

58) Milnes-Marshall and W. B. Spencer, Observations on the cranial nervs of Scyllium. Quarterly Journal of micr. Sc. 1881.

59) Milnes-Marshall, On the Head-Cavities and associated Nerves of Elasmobranches. Ebenda. 1881.

60) J. F. Meckel, Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. III. 1817.

61) P. Mayser, Vergleichende anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. 1881.

62) C. Mayer, Ganglion des Hypoglossus. Froriep's Notizen. Bd. XLVII. 1836.

63) N. v. Miklucho-Maclay, Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbelthiere. Leipzig 1870.

64) Friedrich Mayer, Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anatom. Anzeiger. Bd. XIII. 1897.

65) G. v. Mihálkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1877.

66) D. Mirto, Sulla fina anat. del tetto ottico d. pesci teleost. e sull' orig. reale d. nervo ottico. Ist. d'Istol. norm. d. Palermo. Riv. sperim. di freniatr. XXI (citirt nach Edinger, Berichte über die Leistungen aus dem Gebiete der Hirnanatomie. 1895—1896, pag. 64).

67) P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

68) Ph. Owsjannikow, Über das dritte Auge von Petromyzon fluviatilis etc. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. Serie VIIe. Tom. XXXVI. 1888.

69) A. Ostroumoff, Über die Froriep'schen Ganglien bei Selachiern. Zool. Anzeiger. 1889.

70) Lüderitz, in: Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1881.

71) F. Pinkus, Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894.

72) —— Die Hirnnerven von Protopterus annectens. Morphologische Arbeiten. Bd. IV. 1894.

73) J. v. Plessen und J. Rabinovicz, Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München 1891.

74) G. C. Price, Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Slouti). Sitzungsberichte der bayer. Akademie der Wiss. Mathem.-physikal. Klasse. Bd. XXVI. 1896.

75) —— Some Points in the Development of a Myxinoid (Bdellostoma Slouti). Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft in Berlin. 1896.

76) J. V. Rohon, Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschriften der Wiener Akademie. Math.-naturwiss. Klasse. Bd. XXXVIII. 1877.

77) —— Über den Ursprung des Nervus vagus bei Selachiern etc. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut zu Wien. Bd. I. 1878.

78) S. Ramon y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveux de la moëlle epinière du poulet? Anatom. Anzeiger. Bd. V. 1890.

79) E. Reissner, Beiträge zur Kenntnis vom Bau des Rückenmarks etc. Müller's Archiv. 1860.

80) Rabl-Rückhard, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1882.

81) G. Schwalbe, Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XII. 1879.

82) H. Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.

83) F. K. Studnicka, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten. Sitzungsberichte der böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. Math.-naturwiss. Klasse. 1895.

84) B. Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. Kassel 1859.

85) A. Schaper, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anzeiger. Bd. VIII. 1893.

86) —— Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI. 1894.

87) M. Sagemehl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

88) L. Stieda, Über den Bau des Rückenmarks der Rochen und der Haie. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.

89) L. Stieda, Studien über das Centralnervensystem der Knochenfische. Ebenda. Bd. XVIII. 1868.
90) —— Studien über das Centralnervensystem der Vögel und Säugethiere. Ebenda. Bd. XIX. 1868.
91) —— Studien über das Centralnervensystem der Wirbelthiere. Ebenda Bd. XX. 1870.
92) Fr. Viault, Recherches histologiques s. l. struct. d. Centres nerveux d. Plagiostomes. Arch. d. Zool. expér. et générale. Tom. V. 1876.
93) R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. 3. Aufl. 1893.
94) —— Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri etc. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XIV.
95) J. W. van Wijhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
96) —— Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und Ceratodus. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. V. 1882.
97) E. Rosenberg, Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Festschrift. Dorpat 1884.
98) J. Bellonci, Über den Ursprung des N. opticus und den feineren Bau des Lobus opticus bei den Knochenfischen. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXV. 1881.
99) A. van Gehuchten, Nouvelles recherches sur les ganglions cérébro-spinaux. La Cellule. Tom. VIII. 1892.
100) H. Schneider, Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XV. 1881.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

Tafel XII—XXII.

rd dorsolaterale Längsbahn,
all äußere Lateralbahn,
ill innere Lateralbahn,
vll ventrolaterale Längsbahn,
fp Fasciculus longitudinalis posterior,
ivds ventrodorsale Querfaserung,
ok lateraler Theil des dorsalen (sensorischen) Kerngebietes,
ok' medialer Theil des dorsalen (sensorischen) Kerngebietes,
ok'' Längsbündel im medialen Theil des dorsalen Kerngebietes,
mk mittleres (motorisches) Kerngebiet,
mk' eingeschobener Kern des mittleren Kerngebietes,
mk'' oberer vorderer motorischer Trigeminuskern,
ud ventrales (motorisches) Kerngebiet oder Ventralhorn,
cb kommissurale Kleinhirn-Hinterstrangbahn der Oblongata,
kb dorsale Kleinhirnbahn der Oblongata,
s gemischtes sensorisches Längsfasersystem der Oblongata,
sf Lateralfurche der Oblongata,

l.a.trg obere aufsteigende sensorische Trigeminuswurzel,
V' erster Trigeminus,
V'' zweiter Trigeminus,
V''a obere äußere Wurzelportion des zweiten Trigeminus,
V''b mittlere äußere Wurzelportion des zweiten Trigeminus,
V''c hintere äußere Wurzelportion des zweiten Trigeminus,
V.com' cerebellare Trigeminusquerfaserung,
IV.com' cerebellare Trochlearisquerfaserung,
S großzelliger sensorischer Acustico-Trigeminuskern,
IV.mk''' runder Trochleariskern,
IV.mk'' innerer Trochleariskern,
p Torus semicircularis,
p' oberer motorischer Oculomotoriuskern,
M Kleinhirn-Oculomotoriuswurzel,
M' gemischtes Längsfasersystem des metameren Hirns,
p's Kleinhirn-Associationsbahn,
y dorsaler vorderer Bindearm,
y' ventraler vorderer Bindearm,
a'' gekniete Trigeminuswurzel oder Wurzel des Ramus ophthalmicus profundus,
L Tubercularkreuzung,
L' gekreuzte rostroventrale Associationsbahn des Tectum opticum,
L'' ungekreuzte rostroventrale Associationsbahn des Tectum opticum,
vsb gekreuzte ventrale Associationsbahn des Tectum opticum,
amb gekreuzte laterale Associationsbahn des Tectum opticum,
amb' ungekreuzte laterale Associationsbahn des Tectum opticum,
Cl Cerebellarleiste,
ic Querfaserung der Cerebellarleiste,
dv.zhb dorsoventrale Zwischenhirnbahn,
bnom caudale Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis,
vg Vereinsgebiet,
vg' Vereinsganglion,
n.rot Nucleus rotundus,
n.opt.lat Nucleus opticus lateralis,
g.h Ganglion habenulae,
c.p Commissura posterior,
c.po Commissura postoptica inferior,
c.po.s Commissura postoptica superior,
s.inte Sulcus interencephalicus,
t Tuberculum impar superius,
w' Tuberculum impar inferius,
c.i Commissura interlobularis,
w Saccus infundibuli,
s.v Saccus vasculosus s. untere Hirndrüse,
hyp Hypophyse,
ipd Ganglion interpedunculare,
c.il Commissura interlobularis,
v.t Velum transversum,
epd Epiphysen- oder obere Hirndrüse,
c.h Commissura habenularis,
J Infundibulum,
l.infer Lobus inferior,
Svh Vorderhirn, prächordales Hirn,
Zh Zwischenhirn, prächordales Hirn,
Mh metameres oder chordales Hirn,
can'' vorderer Theil der Commissura ansulata,
can mittlerer Theil der Commissura ansulata,
can' hinterer Theil der Commissura ansulata,
l.o Tectum opticum,
t.l Torus longitudinalis,
c.v Valvula cerebelli,
Kh Kleinhirn,
b.o Bulbus olfactorius,
t.bs Tractus bulbo-striatus,
n.ant Nucleus anterior des Vorderhirns,
n.post Nucleus posterior des Vorderhirns
ar.olf Area olfactoria,
bvhb Basalbündel des Vorderhirns,
mb Mantelbündel des Vorderhirns,
n.a.th Nucleus anterior thalami.

Tafel XII.

Fig. 1. Salmo irideus. Das ganze Hirn von der linken Seite.
Fig. 2. Salmo irideus. Dasselbe ohne das Vorder- und Zwischenhirn, von links und etwas oben gesehen.
Fig. 2a. Salmo irideus. Das Tectum opticum, von oben geöffnet.
Fig. 3. Salmo fario L. Querschnitt durch die Oblongata am Ursprung des Acusticus (*VIII*) und des hinteren Wurzeltheiles vom Facialis (*VIII a*). Vergr. Oc. 3 Ob. 6 REICHERT.
Fig. 4. Salmo fario. Querschnitt durch die Oblongata am hintersten Abschnitt der zweiten Trigeminuswurzel (*V'' c*), so dass auch noch der trigeminale Wurzeltheil des Facialis getroffen ist. Vergr. wie zuvor.
Fig. 5. Salmo fario. Dorsolateraler Theil eines Querschnittes durch den vorderen Trigeminuskern (*mk''*). Vergr. wie zuvor.
Fig. 6. Salmo fario. Quer- und längsgeschnittene Fasern des N. lateralis. Vergr. Oc. 4 Ob. 8 REICHERT.

Tafel XIII.

Salmo fario.

Fig. 7. Querschnitt aus der hinteren Gegend der zweiten Trigeminuswurzel.
Fig. 8. Querschnitt aus der vorderen Gegend der zweiten Trigeminuswurzel.
Fig. 9. Querschnitt am Ursprung der ersten Trigeminuswurzel.
Fig. 10. Querschnitt am Abgange des Trochlearis.
Fig. 11. Querschnitt aus der vorderen Trochlearisgegend.
Fig. 12. Querschnitt aus der hinteren Oculomotoriusgegend.
Fig. 13. Querschnitt durch den Oculomotoriusursprung.
Fig. 14. Querschnitt in der mittleren Gegend der Haubenganglien.
Fig. 15. Querschnitt aus der Vorhaubengangliengegend.
Fig. 16. Querschnitt durch den hintersten Theil des Vorderhirns.
Fig. 17. Querschnitt durch die Commissura interlobularis sammt den Basalganglien.
Fig. 18. Querschnitt der linken Hälfte am hintersten Vorderhirntheil (3mal stärker vergrößert wie bisher).

Tafel XIV.

Salmo fario.

Fig. 19. Querschnitt durch die Gegend der Commissura ansulata (*c.an*).
Fig. 20. Querschnitt durch die Gegend der Tubercularkommissur (*L*).
Fig. 21. Querschnitt durch die Gegend der Infundibularkommissur (*c.in*).
Fig. 22. Querschnitt durch die hintere Gegend der Commissura posterior (*c.p*).
Fig. 23. Querschnitt durch die mittlere Gegend der Commissura posterior (*c.p*).
Fig. 24. Querschnitt durch die vordere Gegend der Commissura posterior.
Fig. 25. Querschnitt durch die allervorderste Gegend der Commissura posterior.
Fig. 26. Querschnitt durch die Gegend hinter der Mündung der Epiphysendrüse, worauf dann rostralwärts Fig. 14 folgt.
Fig. 26A. Salmo irideus. Querschnitt durch das Hirn der vorderen Gegend der Habenularganglien einer sechs Wochen alten Larve.
Fig. 26B. Salmo irideus. Querschnitt etwas vor dem obigen.

Tafel XV.

Fig. 27. Salmo fario. Horizontalschnitt, geführt durch die Commissura posterior ohne das Vorderhirn.

Fig. 28. Salmo fario. Eben so weiter ventralwärts, in der Höhe der cerebellaren Querfaserung des Trochlearis (s. Fig. 41 *IV.com*).

Fig. 28 A. Scyllium catulus L. Sagittalschnitt zwischen Kleinhirn und Tectum opticum. Vergr. Oc. 3 Ob. 6 Reichert.

Fig. 28 B. Scyllium catulus. Eine Ganglienzelle aus dem Dachkern. Vergr. Oc. 2 Ob. 8 Reichert.

Fig. 28 C. Scyllium catulus. Horizontaler Längsschnitt durch das ventrale Zwischenhirn. Weigert'sches Präparat.

Fig. 28 D. Scyllium catulus. Horizontalschnitt durch die Haubenganglien. Vergr. Oc. 2 Ob. 6 Reichert.

Fig. 29. Salmo fario. Eben so, doch etwas weiter ventralwärts durch die Tubercularkreuzung (Fig. 41 *L*).

Fig. 30. Salmo fario. Eben so, doch noch tiefer durch den untersten Abschnitt der Commissura ansulata (Fig. 14 *c.an*) gehend und den Thalamustheil (*tht*) seiner ganzen Länge nach treffend.

Fig. 31. Salmo fario. Eben so, doch noch weiter ventralwärts, oberhalb des Nucleus rotundus.

Fig. 32. Salmo irideus. Von einem Querschnitt durch die Trigeminuswurzel. Vergr. Oc. 3 Ob. 8 Reichert.

Tafel XVI.

Salmo fario.

Fig. 33. Horizontaler Längsschnitt durch die Commissura ansulata, doch nicht ganz den früheren Ebenen parallel, sondern rostralwärts zu etwas gesenkt. Das mit schwarz und kolorirt Eingetragene rührt von Weigert-schen Präparaten her.

Fig. 34. Dasselbe, doch etwas tiefer, den Oculomotorius (*III*) treffend.

Fig. 35. Dasselbe, doch noch etwas tiefer ventralwärts.

Fig. 36. Dasselbe, den ventralen Theil des Zwischenhirns treffend. (Das Übrige weggelassen.)

Fig. 37. Dasselbe etwas tiefer.

Fig. 38. Dasselbe noch etwas tiefer.

Fig. 39 A. Horizontaler Schnitt durch das rechte caudale Ende der Pars infundibularis. Stärker vergrößert.

Fig. 39 B. Dasselbe etwas weiter dorsalwärts.

Fig. 40. Sagittaler Medianschnitt durch den Hirnboden an der Grenze zwischen prächordalem und postchordalem Hirn, den Sulcus interencephalicus treffend. Die geschwärzten Zellen sind nach Golgi'schen Präparaten eingetragen. Größer gehalten (Vergr. Oc. 3 Ob. 6 Reichert).

Fig. 41. Medianster sagittaler Längsschnitt von einem großen Exemplar.

Fig. 41 A. Horizontaler Längsschnitt der rechten medianen Zwischenhirnhälfte. Golgi'sches Präparat.

Tafel XVII.

Fig. 42. Salmo fario. Opticus und Facialisursprung nach vielen Golgi'schen Präparaten.

Fig. 43. Salmo fario. Trigeminusursprung, nach vier Golgi'schen Präparaten zusammengestellt.

Fig. 44. Salmo fario. Querschnittstück aus dem Kleinhirn. Nach einem Golgi'schen Präparat.

Fig. 45. Scyllium catulus. Querschnitt des ventralen Zwischenhirns der mittleren Infundibulargegend. Weigert'sches Präparat mit nachträglicher Tinktion.

Tafel XVIII.

Fig. 46. Salmo fario. Querschnitt, den Trigeminusursprung nach vielen Golgi'schen Präparaten darstellend.

Fig. 47. Salmo fario. Kleinhirnwurzel-Ursprung des Trigeminus, nach drei Golgi'schen Präparaten dargestellt.

Fig. 48. Petromyzon fluviatilis. Querschnittstück aus der medianen Oblongatawand. *e* Endothel. Vergr. Oc. 3 Ob. 6 Reichert.

Fig. 49. Salmo fario. Querschnittstück aus der medianen Seite des rechten Haubenganglions. Vergr. Oc. 2 Ob. 6 Reichert.

Tafel XIX.

Fig. 50. Salmo fario. Querschnitt, den vorderen Trigeminusursprung darstellend. Nach vielen Golgi'schen Präparaten, zum Theil von Larven, dargestellt.

Fig. 50 a. Salmo fario. Von einem längsgeschnittenen Golgi'schen Präparat, eine einzige Ganglienzelle des ventralen metameren Hirns darstellend.

Fig. 51. Scyllium catulus. Das Zwischen- und metamere Hirn von ventralwärts; rechts die äußeren Nervenwurzeln.

Fig. 52. Scyllium catulus. Dasselbe von der linken Seite (Bezeichnung s. den Text).

Fig. 53. Leuciscus rutilus L. Querschnitt aus dem Lobus impar, Golgi'sches Präparat (s. Text).

Tafel XX.

Fig. 54. Salmo fario. Querschnitt durch die vordere Trochlearisgegend, den Ursprung etc. des Trochlearis zeigend. *amb* sog. tiefes Mark. Zusammengestellt nach sechs Golgi'schen Präparaten und einem Tinktionspräparat.

Fig. 55. Salmo fario. Horizontaler Schnitt, den Ursprung des Trochlearis etc. zeigend. Zusammengestellt nach vier Golgi'schen Präparaten.

Fig. 56. Salmo fario. Horizontaler Schnitt, den Zusammenhang zwischen Kleinhirn, dessen Valvula, dem oberen motorischen Oculomotoriuskern (*III.mk*) einerseits und dem Torus semicircularis (*p*) und dem Tectum opticum andererseits zeigend. Zusammengestellt nach mehreren Golgi'schen Präparaten.

Fig. 57. Salmo fario. Halbschema (horizontaler Schnitt), das Verhalten im Vorderhirn und der Commissura postoptica demonstrirend.

Fig. 57 A. Salmo fario. Querschnitt aus dem Vorderhirn. Nach drei Golgi'schen Präparaten.

Fig. 58. Scyllium catulus. Horizontal geschnittenes Stück aus dem rechten Haubenganglion. Osmiumpräparat. Vergr. Oc. 2 Ob. XI Imm. Reichert.

Fig. 59. Salmo fario. Sagittaler Längsschnitt aus dem Hirnboden zwischen der Grenze des prä- und postchordalen Hirns. Golgi'sches Präparat.

Tafel XXI.

Fig. 60. Salmo fario. Querschnitt durch den Ursprung des Oculomotorius, dessen Ursprung etc. zeigend. Zusammengestellt nach mehreren Golgi-schen Präparaten.
Fig. 61. Salmo fario. Lateraler Sagittalschnitt durch das vordere Ende des metameren Hirns und dem Zwischenhirn. Weigert'sches Präparat.
Fig. 62. Salmo fario. Dasselbe. Liegt medianer vom vorigen. Weigert-sches Präparat.
Fig. 63. Salmo fario. Dasselbe. Liegt noch weiter medianwärts. Weigert-sches Präparat.
Fig. 64. Salmo fario. Dasselbe. Liegt unweit der sagittalen Medianebene. Weigert'sches Präparat.
Fig. 65. Salmo fario. Von oben und rostralwärts nach caudoventralwärts gesenkter Horizontalschnitt. Nach zwei Weigert'schen Präparaten. *t.o* Tectum opticum.
Fig. 66. Salmo fario. Horizontaler Längsschnitt durch das vordere Ende des metameren und das hintere Ende des Zwischenhirns. Weigert-sches Präparat.
Fig. 67. Scyllium catulus. Horizontaler, von oben etwas nach unten geneigter Längsschnitt durch das vordere Ende des metameren Hirns. *t.o* Tectum opticum. *c.p* Commissura posterior.
Fig. 68. Salmo fario. Horizontaler Längsschnitt durch das Vorderhirn. Nach drei Golgi'schen Präparaten.
Fig. 69. Salmo fario. Quergeschnittenes Stück aus dem Basalganglion des Vorhirns. Vergr. Oc. 2 Ob. 8 Reichert.
Fig. 70. Salmo fario. Zwei Ganglienzellen aus dem gleichen Ganglion eines Querschnittes. Vergr. Oc. 2 Ob. XI Imm. Reichert.

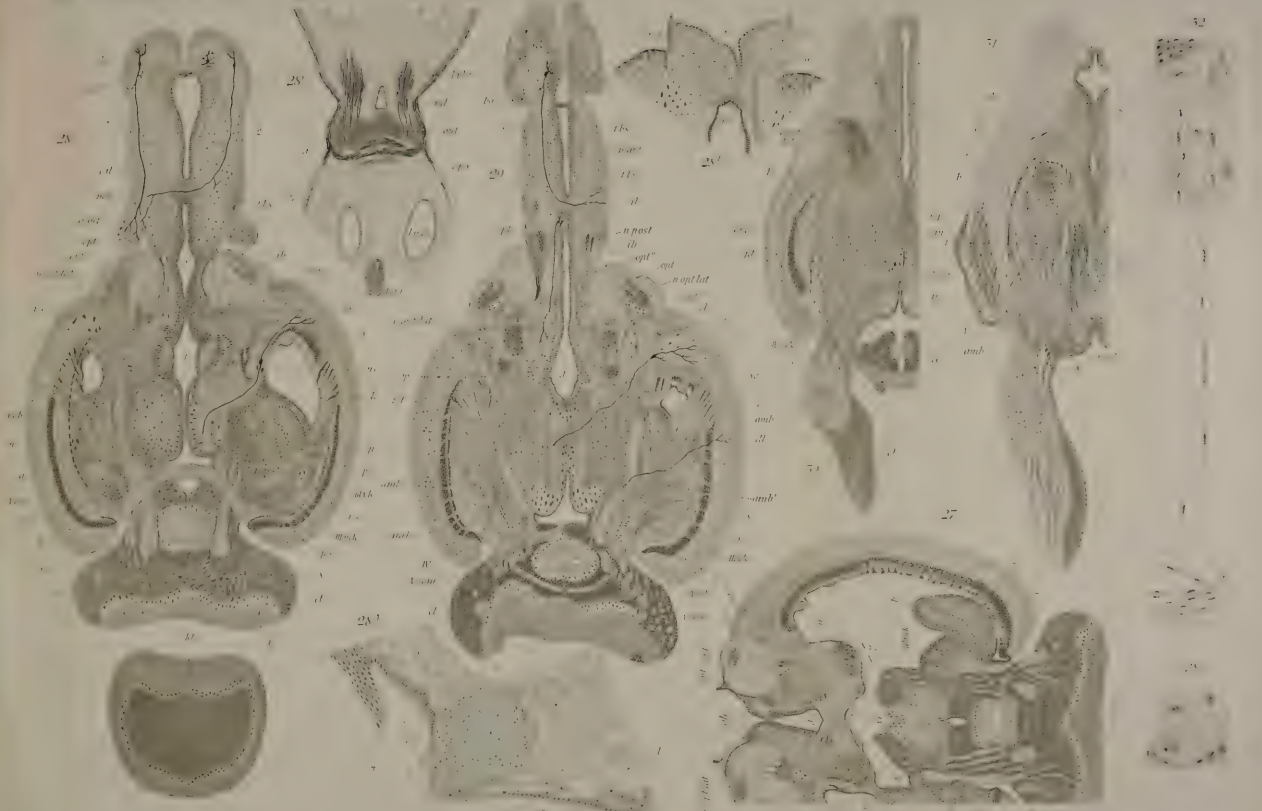
Tafel XXII.

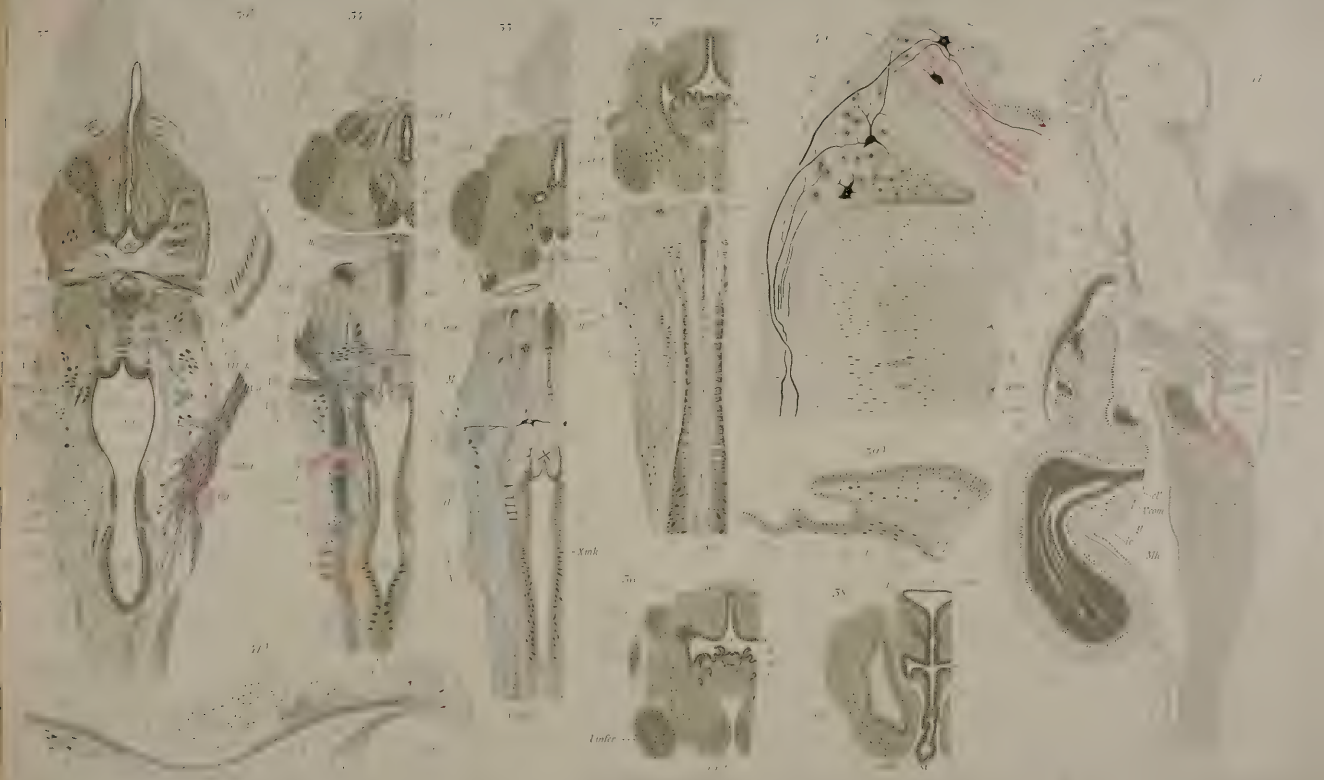
Fig. 71. Salmo fario. Lateraler Sagittalschnitt durch den linken Nucleus opticus lateralis. Die geschwärzten Zellen sind aus vielen Golgi-schen Präparaten eingetragen.
Fig. 72. Salmo fario. Querschnitt aus der vordersten Gegend der Commissura posterior. Nach mehreren Golgi'schen Präparaten.
Fig. 73. Salmo fario. Querschnitt durch die Haubenganglien, den Ursprung des Opticus aus diesen Ganglien zeigend. Nach mehreren Golgi-schen Präparaten.
Fig. 74. Scyllium catulus. Querschnitt durch die vorderste Gegend der Haubenganglien. Weigert'sches Präparat.
Fig. 75. Scyllium catulus. Dasselbe weiter hinten durch die Haubenganglien.
Fig. 76. Scyllium catulus. Dasselbe noch weiter hinten durch dieselben Ganglien.
Fig. 77. Scyllium catulus. Querschnitt durch die allerhinterste Gegend der Haubenganglien.
Fig. 78. Salmo irideus. Querschnitt in der hinteren Gegend der Haubenganglien einer sechswöchentlichen Larve.
Fig. 79. Scyllium catulus. Lateraler Sagittalschnitt durch das vordere Ende des metameren Hirns und entlang des Zwischenhirns.
Fig. 80. Scyllium catulus. Medianer Sagittalschnitt. *M.h* metameres Hirn.
Fig. 81. Salmo irideus. Querschnitt aus dem allervordersten Theil des Vorderhirns einer sechswöchentlichen Larve.

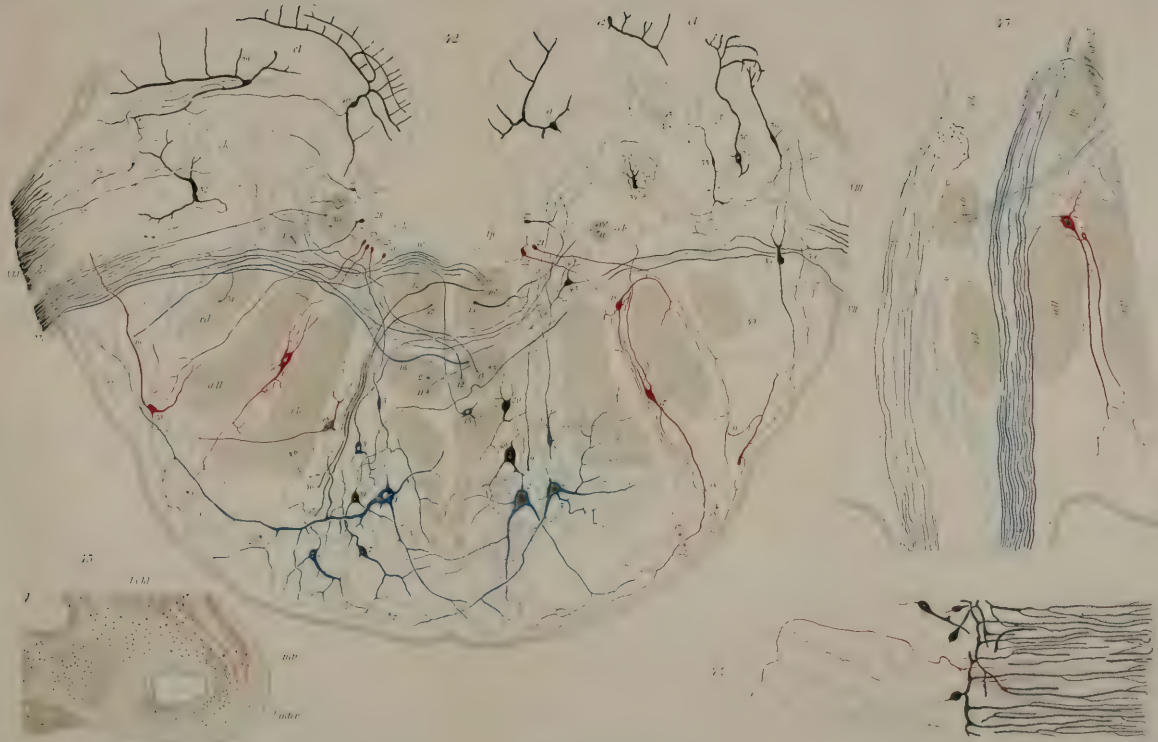
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

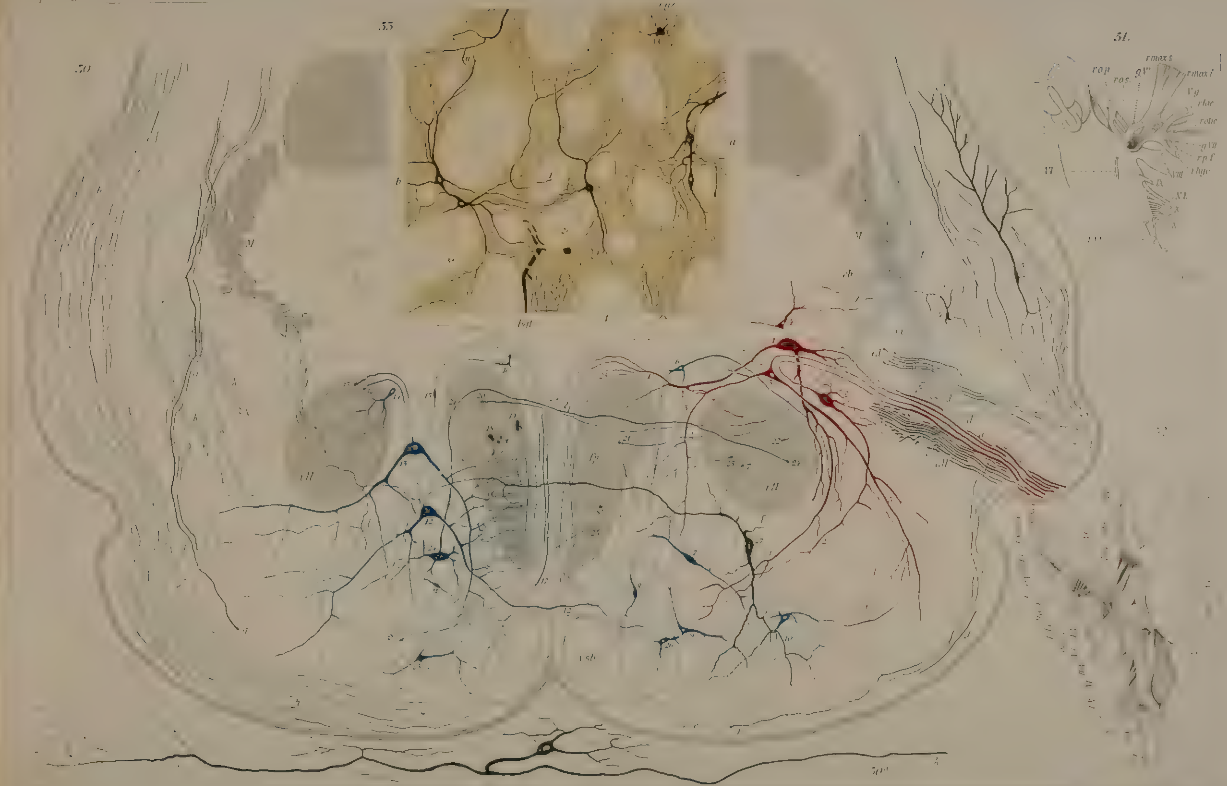
clos
ols
20
21
22
23
24.
25
26
n rot
cvg + bnom
bvhb
nop
opt
n opt lat
optk
ab
epo
k

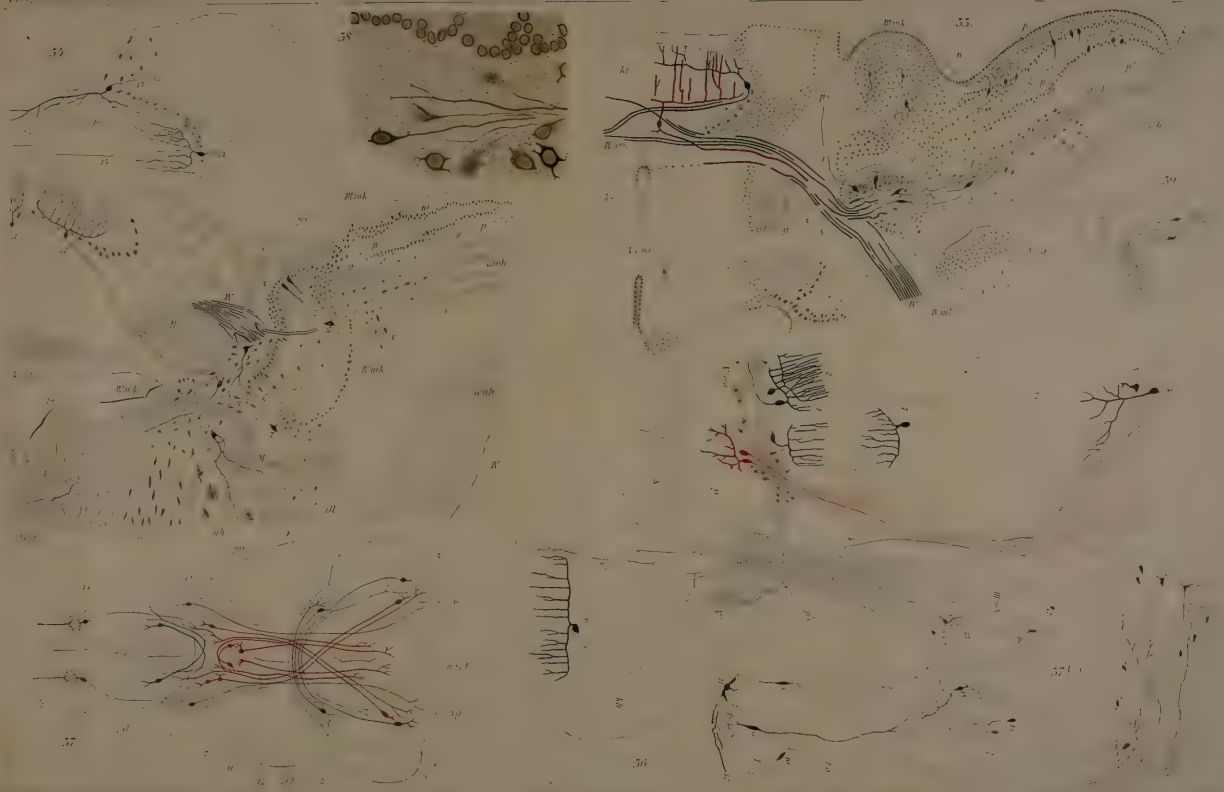


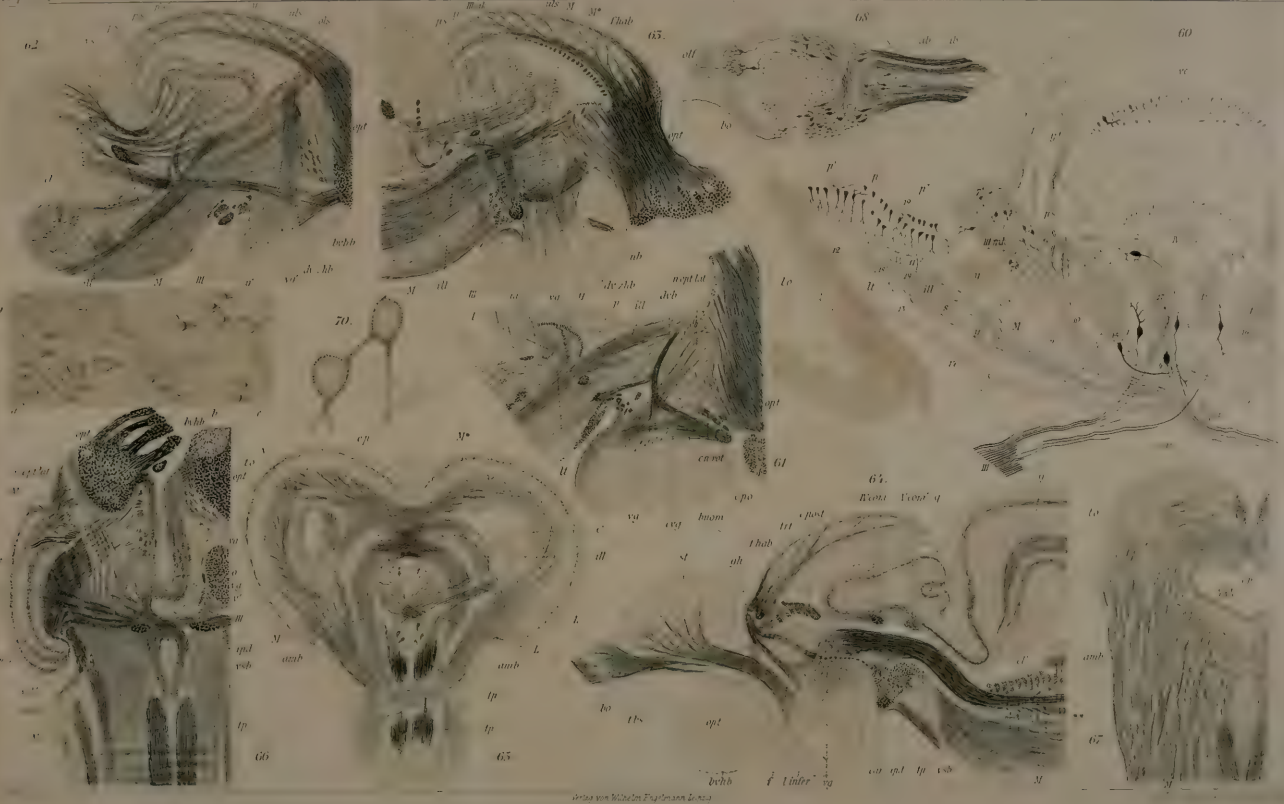

Xmk
Vcom
Mh

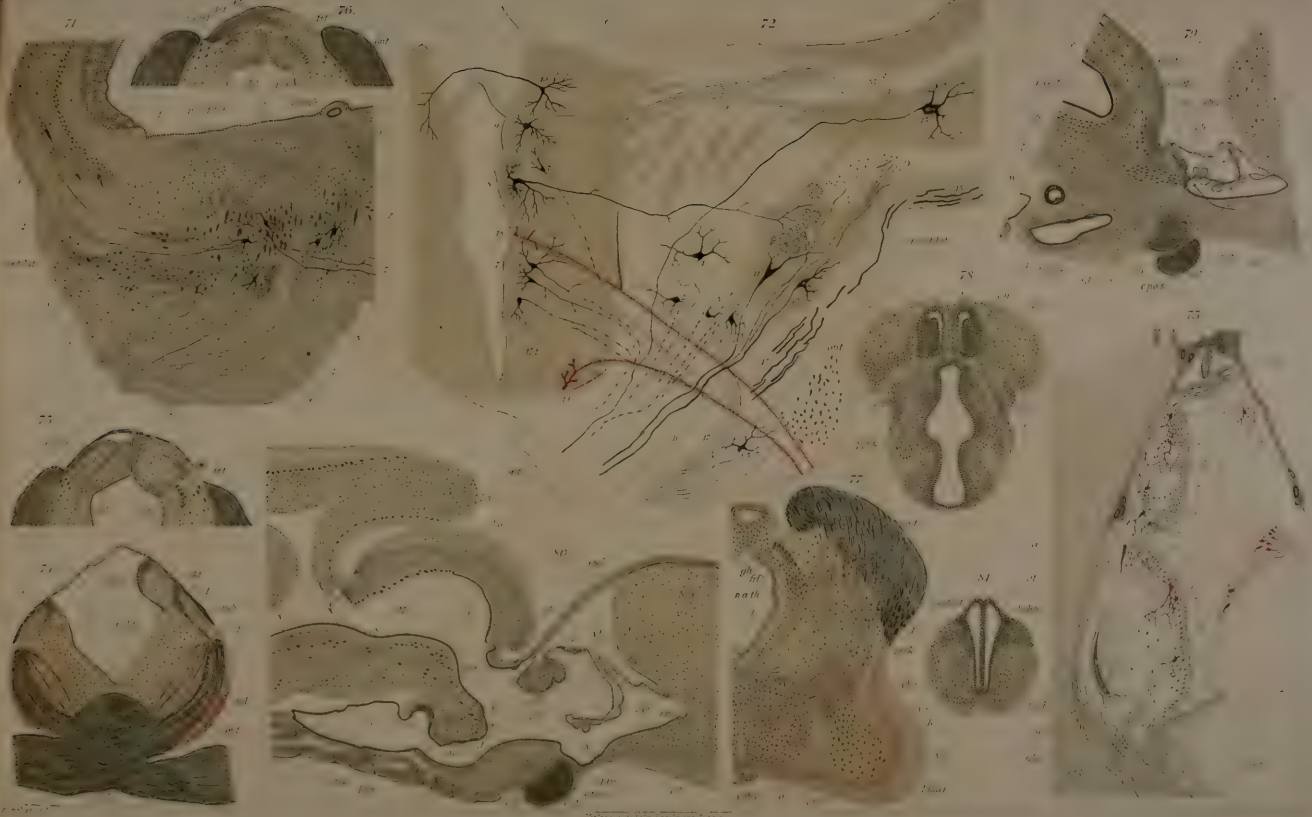


50. 51. 53.






62.
65.
68.
60
70.
61
64.
66
63
67
bchb
opt
ab
ib
nb
M
M*
Thab
vtl
bo
vc
ul
ml
ll
lll
cp
cpo
vsl
vsf
hom
tri
cpost
ill
st
gh
tbs
amb
tp
vsb
cl
Ventr. q
Dors. q
Ventr. l
Dors. l
Ventr. m
Dors. m
Ventr. r
Dors. r
Ventr. s
Dors. s
Ventr. t
Dors. t
Ventr. u
Dors. u
Ventr. v
Dors. v
Ventr. w
Dors. w
Ventr. x
Dors. x
Ventr. y
Dors. y
Ventr. z
Dors. z
Ventr. aa
Dors. aa
Ventr. bb
Dors. bb
Ventr. cc
Dors. cc
Ventr. dd
Dors. dd
Ventr. ee
Dors. ee
Ventr. ff
Dors. ff
Ventr. gg
Dors. gg
Ventr. hh
Dors. hh
Ventr. ii
Dors. ii
Ventr. jj
Dors. jj
Ventr. kk
Dors. kk
Ventr. ll
Dors. ll
Ventr. mm
Dors. mm
Ventr. nn
Dors. nn
Ventr. oo
Dors. oo
Ventr. pp
Dors. pp
Ventr. qq
Dors. qq
Ventr. rr
Dors. rr
Ventr. ss
Dors. ss
Ventr. tt
Dors. tt
Ventr. uu
Dors. uu
Ventr. vv
Dors. vv
Ventr. ww
Dors. ww
Ventr. xx
Dors. xx
Ventr. yy
Dors. yy
Ventr. zz
Dors. zz



Morphologisches jahrb
JUN 1 2 1964 BIND

AMNH LIBRARY
100130358